

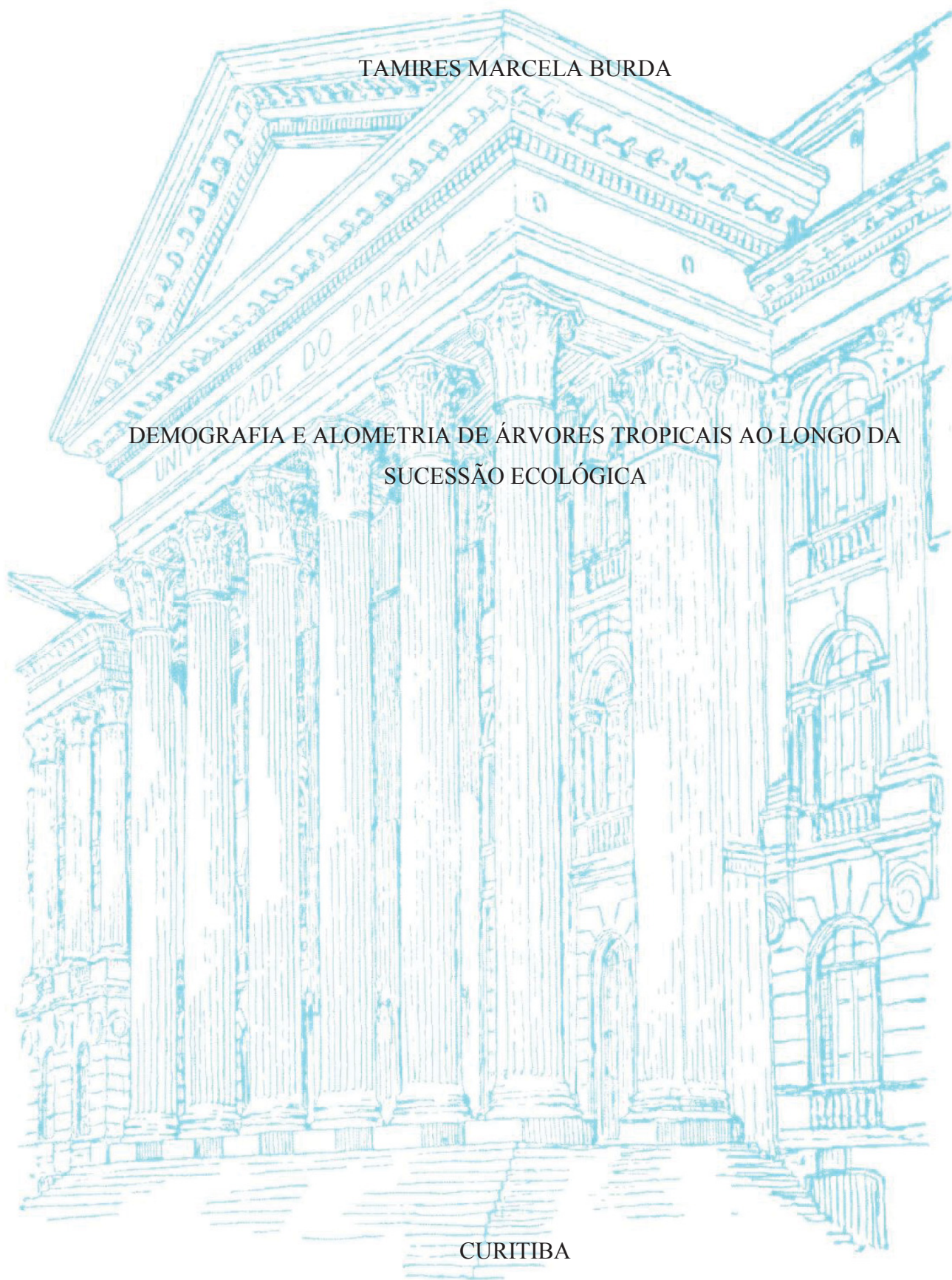
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

TAMIRES MARCELA BURDA

DEMOGRAFIA E ALOMETRIA DE ÁRVORES TROPICAIS AO LONGO DA
SUCESSÃO ECOLÓGICA

CURITIBA

2019



TAMIRES MARCELA BURDA

DEMOGRAFIA E ALOMETRIA DE ÁRVORES TROPICAIS AO LONGO DA
SUCESSÃO ECOLÓGICA

Dissertação apresentada ao curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientadora: Profa. Dra. Marcia C. M. Marques.

Coorientadora: Dra. Luciana de C. Franci.

CURITIBA

2019

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas.
Biblioteca de Ciências Biológicas.
(Carla Fabiane Rasmussen – CRB/9-940).

Burda, Tamires Marcela

Demografia e alometria de árvores tropicais ao longo da sucessão ecológica. / Tamires Marcela Burda. – Curitiba, 2019.
98 p. : il. ; 30cm.

Orientadora: Márcia Cristina Mendes Marques.

Coorientadora: Luciana de C. Franci.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

1. Florestas tropicais. 2. Regeneração (Biologia). 3. Alometria. I. Título. II. Marques, Márcia Cristina Mendes. III. Franci, Luciana de C. IV. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

CDD (20. ed.) 574.52623



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO - 40001016048P6

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da dissertação de Mestrado de **TAMIRES MARCELA BURDA** intitulada: **Demografia e alometria de árvores tropicais ao longo da sucessão ecológica**, após terem inquirido a aluna e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de mestre está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 29 de Março de 2019.

MARCIA CRISTINA MENDES MARQUES
Presidente da Banca Examinadora (UFPR)

VALÉRIA FORNI MARTINS
Avaliador Externo (UFSCAR)

JOSE ANTONIO PIMENTA
Avaliador Externo (UEL)

Dedico este trabalho à minha família.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudo concedida, que permitiu minha dedicação integral a este trabalho.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do Paraná, pela oportunidade de aperfeiçoamento profissional e ajuda financeira à participação de eventos científicos.

À Prof.^a Dra. Márcia C. M. Marques, pelo voto de confiança em me orientar, por me dar a oportunidade de participar do Laboratório de Ecologia Vegetal (LEV), pelos ensinamentos ecológicos compartilhados e lições aprendidas.

À Dra. Luciana de C. Franci, pelo importante papel como coorientadora deste trabalho. Por me incentivar, ser sempre prestativa (fazendo com que a distância fosse um mero detalhe), e me ensinar conhecimentos essenciais sobre populações, estatística e “R”.

A todos os professores e professoras que participaram da minha formação. Pelos ensinamentos, reflexões, discussões e esclarecimentos ecológicos e estatísticos gerados dentro e fora da sala de aula, que contribuíram significativamente para a consolidação deste trabalho.

À Fernanda C. G. Cardoso, pela disponibilização de dados de campo.

As minhas amigas e colegas de trabalho, Elivane S. Capellesso e Anamaria Cequinel, pelos conselhos, conhecimentos compartilhados, e disponibilização de dados de campo.

À Vanessa Vlnieska, minha colega de mestrado que se tornou uma grande amiga, que sempre esteve presente para ouvir minhas dúvidas, me ajudou a refletir sobre meu trabalho, e tornou esse período mais agradável.

A todos os atuais e antigos colegas do LEV, Bruno Reis, Carolina Rosa, Daniele Moraes, Fares Guarín, Fernando Jeronimo, Gabriel Inage, Israel Schneiberg, Julio Bastos, Luisa Latorre, Paula Stica, Rafael de Oliveira, Ricardo Oliveira, Tiago Malucelli, Tiago Machado, Thais Zanata, e Vinicius Marcílio-Silva, pelos esclarecimentos e discussões ecológicas e metodológicas, que foram extremamente construtivas, e por serem uma ótima companhia nesses dois anos.

A todos meus amigos, por me fazerem essa jornada mais descontraída e compreenderem minha ausência em dados momentos.

Aos meus pais, Fátima Pfütz Burda e Carlos Burda, irmão, Renan Burda, e namorado, Jefferson Voigt, pelo amor incondicional, por estarem sempre presentes nas realizações dos meus sonhos, me apoiando e me incentivando.

Aos que foram avaliadores deste trabalho quando ele ainda era um projeto de mestrado e contribuíram para o seu melhoramento, o Prof. Dr. Marcos Carlucci, o Dr. Guilherme Seger, o Dr. Vinicius Marcílio-Silva e o Me. Hugo Pereira.

Aos professores Dr. José Pimenta e a Dra. Valéria Forni Martins, por aceitarem serem banca, e o Prof. Dr. Marcos Carlucci, por aceitar ser suplente, contribuindo para a melhora deste trabalho.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (CNPq 577336/2008-8, CNPq 552608/2010-6, CNPq 308597/2008-7, CNPq 475127/2008-0) e Fundação Grupo O Boticário (FGB A2012009, FGB 0801-2008-2) pelo apoio financeiro ao projeto “Sucessão e Restauração da Floresta Atlântica: evidências em estudos de longo prazo no litoral do Paraná”.

À Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS), por permitir o estudo em suas reservas, além do apoio logístico ao trabalho de campo.

Muito obrigada!

RESUMO

Mesmo sendo uma das teorias mais antigas da ecologia, a sucessão ecológica ainda não é um processo totalmente compreendido. Ao longo da sucessão, o gradual enriquecimento de espécies e aumento da abundância de indivíduos em diferentes fases de vida está diretamente relacionado a processos determinísticos e estocásticos. Assim, compreender melhor a importância desses processos sobre as dinâmicas da vegetação em sucessão é essencial para o melhor entendimento de como florestas se recuperam após um distúrbio. Nesse estudo, abordamos como esses fatores afetam árvores em sucessão em áreas de Floresta Atlântica, em Antonina, litoral do Paraná. No primeiro capítulo avaliamos como os indivíduos e as populações são influenciadas por processos determinísticos (fatores abióticos e bióticos) ou estocásticos (ausência desses fatores) ao longo da sucessão. Nós avaliamos 16 populações em uma cronosequência (florestas com 2-11, 15-25 e 30-50 anos), em dois períodos de tempo (2010 e 2016). Classificamos os indivíduos de acordo com classes de tamanho e calculamos as taxas vitais de cada população (recrutamento, sobrevivência e crescimento dos indivíduos), analisadas com regressões logísticas multinomiais. Nossos resultados indicam que em nível de indivíduo, processos determinísticos são predominantes (especialmente em fases avançadas da sucessão), enquanto em nível de população, processos estocásticos são predominantes. Concluímos que a estocasticidade demográfica e ambiental afetam as populações das árvores, enquanto os fatores abióticos (cobertura do dossel, proporção de argila no solo) e bióticos (relações de competição) afetam os indivíduos. No segundo capítulo avaliamos como as relações alométricas são alteradas no gradiente sucessional em nível de populações e comunidade. Avaliamos as relações da altura, diâmetro e volume da copa de árvores adultas e jovens em uma cronosequência (florestas com 7-17, 20-30, 35-55 e >80 anos) através de regressões lineares usando o eixo principal padronizado. Os resultados mostram que as relações alométricas das populações refletem as relações observadas em nível de comunidade: com o avanço da sucessão plantas jovens investem cada vez mais em altura, enquanto as adultas investem em diâmetro. Concluímos que estas variações alométricas devem estar relacionadas com características de tolerância à sombra e das variações do gradiente luminoso, os quais refletem no nicho ontogenético das árvores durante a sucessão. Os resultados de ambos os capítulos permitem concluir que processos determinísticos e estocásticos afetam os indivíduos, populações e comunidades vegetais, afetando assim, a dinâmica sucessional e a coexistência de espécies em florestas tropicais em regeneração.

Palavras-chave: Cronosequência, Determinismo, Estocasticidade, Floresta Atlântica, Regeneração natural.

ABSTRACT

Even though it is one of the oldest theories of ecology, ecological succession is still not a fully understood process. Throughout the succession, the gradual enrichment of species and increase of the abundance of individuals in different phases of life is directly related to deterministic and stochastic processes. Thus, to better understand the importance of these processes on the dynamics of vegetation in succession is essential for a better understanding of how forests recover after a disturbance. In this study, we discuss how these factors affect trees in succession in areas of Atlantic Forest, in Antonina, Paraná coast. In the first chapter we evaluated how individuals and populations are influenced by deterministic processes (abiotic and biotic factors) or stochastic (absence of these factors) throughout the succession. We evaluated 16 populations in a chronosequence (forests with 2-11, 15-25 and 30-50 years) in two time periods (2010 and 2016). We classify individuals according to size classes and calculate the vital rates of each population (recruitment, survival and growth of individuals), analyzed with multinomial logistic regressions. Our results indicate that at the individual level, deterministic processes are predominant (especially in advanced stages of succession), while at the population level, stochastic processes are predominant. We conclude that demographic and environmental stochasticity affect tree populations, while abiotic factors (canopy cover, clay ratio in the soil) and biotic factors (competition relationships) affect individuals. In the second chapter, we evaluated how the allometric relationships are altered in the successional gradient at the level of populations and community. We evaluated the relationships of height, diameter and crown volume of adult and young trees in a chronosequence (forests with 7-17, 20-30, 35-55 and > 80 years) through linear regressions using the standardized main axis. The results show that the allometric relationships of the populations reflect the relationships observed at the community level: with the progression of succession young plants invest more and more in height, while the adults invest in diameter. We conclude that these allometric variations should be related to characteristics of shadow tolerance and variations of the light gradient, which reflect in the ontogenetic niche of the trees during the succession. The results of both chapters allow us to conclude that deterministic and stochastic processes affect individuals, populations and plant communities, thus affecting successional dynamics and the coexistence of species in regenerating tropical forests.

Keywords: Atlantic Forest, Chronosequence, Determinism, Natural regeneration, Stochasticity.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

| | |
|---|----|
| FIGURA 1 – Coeficiente das Regressões Logísticas Multinomiais para as classes de tamanho dos indivíduos das populações em diferentes idades sucessionais..... | 44 |
| FIGURA 2 – Coeficiente das Regressões Logísticas Multinomiais para as taxas vitais das populações em diferentes idades sucessionais..... | 45 |

CAPÍTULO 2

| | |
|---|----|
| FIGURA 1 – Relações alométricas da comunidade ao longo do gradiente sucessional | 72 |
| FIGURA 2 – Relações alométricas das populações de árvores adultas ao longo do gradiente sucessional. | 73 |

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 2

TABELA 1 – Coeficientes das relações alométricas (p e r^2) para cada grupo de idade sucessional..... 70

TABELA 2 – Coeficientes das relações alométricas (p e r^2) dos indivíduos adultos para cada espécie em cada grupo de idade sucessional..... 71

LISTA DE APÊNDICES

CAPÍTULO 1

Material Suplementar46

CAPÍTULO 2

Material Suplementar74

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

| | |
|--------|--|
| a | Intercepto da reta |
| AC | Área da copa |
| b | Coefficiente angular da reta |
| Bintra | Área basal intraespecífica |
| Binter | Área basal interespecífica |
| C1 | Classe de tamanho 1 |
| C1-2 | Crescimento da classe de tamanho 1 para classe 2 |
| C1-3 | Crescimento da classe de tamanho 1 para classe 3 |
| C2 | Classe de tamanho 2 |
| C2-3 | Crescimento da classe de tamanho 2 para classe 3 |
| C3 | Classe de tamanho 3 |
| C3-4 | Crescimento da classe de tamanho 3 para classe 4 |
| C4 | Classe de tamanho 4 |
| Cob | Cobertura do dossel |
| D | Estatística D de Kolmogorov-Smirnov |
| DAB | Diâmetro à altura da base |
| DAP | Diâmetro à altura do peito |
| DND | Dependência negativa da densidade |
| H | Altura |
| I | Indivíduos que não apresentaram diferenciação de classe de tamanho |
| NT | Não tolerante à sombra |
| PC | Profundidade da copa |
| RLM | Regressão logística multinomial |
| S1 | Solo - eixo 1 da PCA |

| | |
|----|----------------------|
| S2 | Solo - eixo 2 da PCA |
| S3 | Solo - eixo 3 da PCA |
| T | Tolerante à sombra |
| VC | Volume da copa |

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| INTRODUÇÃO GERAL | 15 |
| REFERÊNCIAS | 22 |
| CAPÍTULO 1 - Determinismo ou estocasticidade? Compreendendo a sucessão ecológica do ponto de vista de indivíduos e populações de árvores tropicais | 27 |
| Resumo | 28 |
| Introdução | 29 |
| Material e Métodos | 31 |
| Resultados | 35 |
| Discussão | 36 |
| Conclusão | 38 |
| Referências | 40 |
| Material suplementar | 46 |
| CAPÍTULO 2 - Relações alométricas de árvores tropicais ao longo de um gradiente sucessional | 53 |
| Resumo | 54 |
| Introdução | 55 |
| Material e Métodos | 57 |
| Resultados | 59 |
| Discussão | 62 |
| Conclusão | 65 |
| Referências | 66 |
| Material Suplementar | 74 |
| CONSIDERAÇÕES FINAIS | 85 |
| REFERÊNCIAS | 86 |

INTRODUÇÃO GERAL

Mesmo sendo abordada desde o século XIX, a sucessão ecológica não é um processo totalmente compreendido, e permanece tema de interesse da ecologia moderna. Numa floresta tropical, a sucessão ecológica é compreendida como sendo mudanças na comunidade após um distúrbio, caracterizadas por alterações na assembleia de espécies, especialmente com aumento gradativo em riqueza e complexidade estrutural e funcional (CHAZDON 2013). Os primeiros trabalhos na área buscaram descrever a comunidade vegetal após um evento de perturbação, retratando a sequência de espécies que sucessivamente invadiam o local. Henry Cowles foi o primeiro pesquisador a descrever uma série sucessional completa, a qual foi realizada em dunas de areia do lago Michigan, EUA. As dunas eram ambientes propícios para o estudo, porque devido à instabilidade causada pelo vento, permitiam a ele ver a destruição da vegetação, e posteriormente o “rejuvenescimento” da duna (COWLES, 1899). Contudo, foi com Clements (1916) que a consolidação dos estudos sucessionais foi feita de fato. Neste período, a sucessão era entendida como um processo ordenado e determinístico, e tal qual uma entidade orgânica, a sucessão nascia, crescia, amadurecia e morria. Com o amadurecimento, todos os habitats de uma mesma área deveriam atingir um clímax único, por isso, essa teoria ficou conhecida como monoclímax.

Contrariando a ideia de sucessão como um “superorganismo” com desenvolvimento previsível, Gleason (1926) descreveu a sucessão como sendo um processo estocástico. Nesta visão, as espécies de plantas que compunham a comunidade respondiam individualmente a fatores ambientais, fazendo a comunidade variar no tempo e no espaço. A ideia de monoclímax também foi questionada. Tansley (1935) desenvolveu a teoria sucessional baseada em um policlímax, a qual previa a existência de diferentes estados de clímax dentro de uma mesma região. Além disso, o autor ressaltava a importância de se reconhecer os causadores das mudanças sucessionais, associadas a fatores internos das plantas (sucessão autogênica), ou externos (sucessão alogênica).

O termo “composição florística inicial” passou a fazer parte da literatura da área com Frank Egler. A hipótese da composição florística inicial foi baseada nas diferenças das formas e ciclos de vida das plantas que colonizavam a área após o abandono (EGLER, 1954). Com base em teorias reducionistas, este modelo explicava que, todas as espécies que participam da sucessão se estabelecem desde o início do processo; assim, diferenças florísticas seriam observadas devido aos ciclos de vida das espécies (MATTHES & MARTINS, 1996).

Na década de 60, alguns estudos tentaram explicar a sucessão como sendo um processo causado por interações entre as espécies que compõem a comunidade vegetal, e pela influência de fatores externos (GLENN-LEWIN & MAAREL, 1992). Ramón Margalef e Eugene Odum unificaram a teoria da sucessão se baseando em diversos estudos já realizados. A aplicação da teoria dos sistemas ecológicos foi utilizada como uma estratégia para explicar padrões universais de mudanças sucessionais. Nesta visão, o processo sucessional conduzia um ecossistema simples a um nível mais complexo, aumentando o número de níveis tróficos, diversidade de formas de vida e riqueza de espécies (MARGALEF, 1958; MARGALEF 1963). Hipotetizava-se que níveis máximos de densidade de teias tróficas, diversidade, biomassa, nichos, dentre outros fatores, seriam encontrados ao final do processo sucessional (ODUM, 1969).

Uma interpretação evolutiva do processo de sucessão, proposta por Steward Pickett, abordou alguns pontos necessários e que haviam sido inexplorados anteriormente. O autor descreveu a substituição de espécies ao longo do processo sucessional como um processo regido por fatores evolutivos, baseado no nicho das espécies, em dinâmicas externas (que exercem diferentes pressões de seleção sobre as espécies) e na seleção natural (PICKETT, 1976).

Na tentativa de explicar quais eram os principais mecanismos que determinavam o curso da sucessão, alguns estudos deram ênfase a estresses físicos e competição por recursos (CONNELL & SLATYER, 1977), enquanto outros estudos focaram na importância da herbivoria, predação e patógenos (HORN, 1974). Posteriormente, estudos discutindo a disponibilidade de luz e nutrientes, e seus reflexos na sucessão florestal, foram abordados através da hipótese da “razão de recursos” (TILMAN, 1985; TILMAN, 1988). A hipótese prevê que quando os nutrientes estão disponíveis em baixas quantidades no início da sucessão, a competição por eles é maior do que pelo recurso luminoso. Neste cenário, seria possível observar um alto investimento em biomassa nas raízes, em contraste a estádios mais tardios, nos quais as plantas apresentariam maior investimento em biomassa aérea, que possibilita maior captação de luz. No mesmo período, baseado no modelo sucessional de composição florística (EGLER, 1954), assumiu-se que a sucessão é causada por diferenças nas taxas de crescimento e sobrevivência de espécies de estádios sucessionais iniciais e tardios (PICKETT *et al.*, 1987).

As ideias contemporâneas mais completas sobre o processo sucessional estão fundamentadas no trabalho de Glenn-Lewin *et al.* (1992). Nessa abordagem, a sucessão é tida como um processo estocástico, onde ocorrem distúrbios constantes, repetidos e de variação

contínua, em várias escalas de tempo e espaço, sendo raro observar períodos de equilíbrio da comunidade vegetal. Tanto esse, como diversos outros estudos, contribuíram para o entendimento atual da sucessão ecológica. Entretanto, muitas são as lacunas que ainda existem e impedem os ecólogos de compreenderem a totalidade deste processo (MEINERS *et al.*, 2015). Apesar de bem consolidada a ideia de que a sucessão é um processo composto pela progressão de estágios, nos quais a comunidade tende a se enriquecer e apresentar um aumento gradual de estrutura e funcionalidade (CHAZDON, 2012), as mudanças que ocorrem na comunidade e os fatores que influenciam essas mudanças, são muito variados e dificultam o entendimento.

Mecanismos ecológicos atuam sobre o *fitness* dos indivíduos, as dinâmicas populacionais e a estruturação da comunidade ao longo do gradiente sucessional, permitindo, assim, a coexistência das espécies. A biodiversidade em ambientes terrestres atinge seus valores máximos em florestas tropicais, e esse padrão pode ser melhor compreendido através de duas perspectivas: estocástica e determinística. Baseado na perspectiva estocástica, Stephen Hubbell propôs a Teoria Neutra, que prediz que todos os indivíduos de espécies troficamente similares são ecologicamente equivalentes e, por isso, têm a mesma capacidade de consumo de recursos e sobrevivência. Assim, a colonização de novas áreas dependeria apenas da ocorrência de eventos estocásticos e de restrições na dispersão. A especiação e migração local seriam responsáveis pela manutenção da diversidade local e a deriva ecológica agiria na distribuição da abundância dos indivíduos (HUBBELL, 2001). Contudo, a importância relativa destes processos sobre a composição e a diversidade de espécies ainda não é algo bem compreendido (CHAZDON, 2008; SUTHERLAND *et al.*, 2013).

Frequentemente mais abordada, a visão determinística explica a substituição e coexistência das espécies durante o processo sucessional através de teorias clássicas, tal como a do nicho ecológico. O conceito de nicho é um dos mais importantes da ecologia, e apresentou diversas definições ao longo do século XX. Roswell Johson (1910) provavelmente foi o primeiro autor a usar o termo “nicho” em um trabalho científico. Entretanto, foi a partir de Joseph Grinnell e Charles Elton que o conceito de nicho passou a ser incorporado aos estudos ecológicos. O nicho grinnelliano (GRINNELL, 1917) foi definido como o conjunto de propriedades abióticas e bióticas que influenciam a distribuição e a evolução das populações, enquanto o nicho eltoniano (Elton 1927) se baseia nas relações alimentares, inferindo assim, sobre o papel funcional da espécie na comunidade (GRIESEMER, 1992). Ao longo dos anos, diversos autores fizeram importantes contribuições para o desenvolvimento

do conceito, como Hutchinson (1957), ao propor a representação do “nicho fundamental” (hipervolume em um espaço n -dimensional formado por X_n variáveis ambientais) no qual a espécie poderia existir indefinidamente; e Robert MacArthur e Richard Levins (1967) que relacionaram o nicho à frequência de utilização de recursos (POCHEVILLE, 2015). De modo geral, o conceito de nicho sempre esteve atrelado à teoria de competição por recursos limitantes. Assim, os modelos matemáticos de Lotka-Volterra e os experimentos de Georgy Gause (1934) sobre o “Princípio da Exclusão Competitiva” também trouxeram importantes contribuições para a construção do conceito de nicho em seu contexto histórico (POCHEVILLE, 2015). A teoria de nicho prediz que se duas espécies possuem nichos similares, a competidora superior pode vir a excluir a inferior (GRINNELL, 1917). Baseado nisso, a diferenciação do nicho entre as espécies pode facilitar a coexistência no mesmo local (HILLERISLAMBERS *et al.*, 2012). Entretanto, a compreensão do papel da diferenciação de nicho na manutenção dos níveis de diversidade de plantas ainda é incipiente (WRIGHT, 2002).

Em florestas, a disponibilidade de luz solar costuma ser o principal fator motivador de interações competitivas entre as plantas, e o maior direcionador do processo sucessional (GRIME, 1979). Baseados no requerimento do recurso luminoso, alguns trabalhos buscaram classificar as espécies de plantas. Gerardo Budowski (1965) propôs classifica-las como pioneiras (recobrem rapidamente o solo), secundárias iniciais e secundárias tardias (necessitam de estímulos ambientais para crescer) e clímaxes (crescem em ambientes sombreados). Hartshorn (1978) propôs dois grupos ecológicos distintos: espécies não tolerantes à sombra, e espécies tolerantes à sombra, sendo as primeiras incapazes de se desenvolver em locais onde não recebem luz solar direta, e as segundas, capazes de crescer sombreadas. A tolerância ou intolerância à sombra influencia as taxas de crescimento e mortalidade dos indivíduos, criando um bem conhecido *trade-off* ecológico (KITAJIMA & POORTER, 2008). De modo geral, espécies de início de colonização são intolerantes à sombra, por isso, apresentam um rápido crescimento em altura, em detrimento de características que favorecem a sobrevivência em longo prazo (POORTER *et al.*, 2003); enquanto espécies de colonização tardia, toleram o sombreamento e tendem a investir mais em atributos que garantam sua sobrevivência, e, por isso, crescem mais lentamente (KING *et al.*, 2006). O estabelecimento de espécies tolerantes à sombra contribui para o fechamento do dossel e diminuição da luz no sub-bosque, que apesar de prejudicar espécies intolerantes, facilita o desenvolvimento de outras espécies tolerantes à sombra, aumentando, assim, a complexidade estrutural da floresta e a coexistência (CHAZDON, 2008).

Mudanças relativas de crescimento em partes do corpo, baseadas em estratégias de vida e variações ambientais, demonstram a importância do tamanho e da forma dos indivíduos para a sua sobrevivência e permanência na comunidade. Compreender essas mudanças de crescimento é objeto de estudo da alometria. Estudos alométricos iniciaram com Julian Huxley e Georges Tessier em 1936, avaliando diferenças de crescimento do corpo de animais. Entretanto, para plantas, estudos alométricos aparentam ter se popularizado a partir de 1970, quando diversos trabalhos objetivaram estimar a biomassa em áreas florestais (BASKERVILLE, 1971). Atualmente, estudos alométricos auxiliam na compreensão das histórias de vida das espécies (BEGON *et al.*, 1986), de estratégias de alocação de biomassa em diferentes órgãos vegetais, do esforço reprodutivo e de sobrevivência de organismos submetidos a diferentes interações ecológicas e ambientais (NIKLAS, 2004) e da estruturação e funcionalidade das florestas (KING, 1996). Para árvores, a alocação de biomassa no alongamento do caule é extremamente importante para determinar seu sucesso (WEINER & THOMAS, 1992), visto a necessidade de expor a copa a regiões mais iluminadas (O'BRIEN, 1995). Entretanto, árvores altas sofrem maior pressão por forças externas, fato que torna necessário o investimento em diâmetro também (MCMAGON, 1973; NIKLAS, 1994; TURNER, 2001; FELDPAUSCH *et al.*, 2011). A relação entre a altura e diâmetro contribui para a estabilização da relação entre a copa e o próprio volume da árvore (PRETZSCH e DIELER, 2012). A copa tem papel essencial na interceptação de luz, por isso, a intensa variação de formato e morfologia das copas individuais indica alta plasticidade (BLANCHARD *et al.*, 2016), fator que pode contribuir para a convivência dos indivíduos, estruturação do dossel e manutenção da alta biodiversidade (PRETZSCH, 2014).

Mudanças nas relações alométricas podem ser ocasionadas pela competição por recursos entre indivíduos de espécies diferentes ou, até mesmo, de mesma espécie. A competição intraespecífica é uma interação regida por mecanismos dependentes de densidade. Mecanismos como esse agem principalmente sobre espécies, visto que vizinhos coespecíficos prejudicam o desempenho uns dos outros (ZHU *et al.*, 2018) e, assim, permitem que espécies competitivamente inferiores se mantenham na comunidade, contribuindo para a manutenção da biodiversidade das florestas. Nesse contexto, Janzen-Connell (1970; 1971) hipotetizaram que quanto mais próximo à planta mãe, maior a probabilidade de mortalidade de sementes, plântulas e juvenis. A mortalidade dos indivíduos jovens estaria relacionada à maior facilidade de transmissão de patógenos, aumento da herbivoria e predação (JANZEN, 1970; CONNELL, 1971).

Habilidades competitivas, vulnerabilidade a predadores e a patógenos, e a maneira como as espécies utilizam recursos do ambiente são alteradas ao longo do crescimento das plantas, devido a mudanças fisiológicas e morfológicas. Portanto, o desenvolvimento ontogênico está diretamente relacionado ao nicho ocupado pelo indivíduo (MILLER & RUDOLF, 2011). Werner e Gilliam (1984) foram, possivelmente, os primeiros autores a definir nicho ontogenético, como sendo os padrões de uso de recursos que se desenvolvem à medida que o organismo cresce em tamanho. Apesar de serem muito comuns para outras formas de vida, estudos de mudanças de nicho ontogenético em plantas têm sido negligenciados há anos, provavelmente devido à sutilidade de alterações ao longo do desenvolvimento (ERIKSSON, 2002). Os primeiros trabalhos, como o de Harper (1961, 1965) e Frissell (1973), abordaram diferenças de requisitos ambientais na germinação e estabelecimento de plântulas. Foi neste contexto que Grubb (1977) propôs o termo “nichos de regeneração”, utilizando a ideia de mudanças de nicho ontogenético em dinâmicas de regeneração florestal.

A regeneração natural das florestas tropicais proporciona um ambiente ideal para estudos da dinâmica da vegetação durante a sucessão (LETCHER *et al.*, 2012). A degradação destas florestas tem sido desencadeada principalmente pela pressão antrópica (CHAZDON, 2012), assim como, sua regeneração tem ocorrido devido a mudanças socioeconômicas (Valencia *et al.* 2011). Uma das florestas tropicais mais ameaçadas e fragmentadas do planeta é a Floresta Atlântica. Por também apresentar níveis elevados de riqueza e endemismo, a Floresta Atlântica é considerada um *hotspot* para a conservação da biodiversidade (MYERS *et al.*, 2000). Cerca de 40% das 8000 espécies de plantas que a compõem são endêmicas (METZGER, 2009) e muitas espécies encontram-se ameaçadas de extinção (MITTERMEIER *et al.*, 2005). A devastação do bioma iniciou-se ainda em tempos coloniais, há mais de 500 anos (DEAN, 1996), devido ao padrão de colonização ao longo da costa leste do Brasil (FERRETTI & BRITEZ, 2006). Atualmente, a Floresta Atlântica soma apenas 15,2% da extensão original (SOS Mata Atlântica 2018), e seus principais remanescentes estão localizados nas regiões de serra ao Sul e Sudeste do país, onde o processo de desmatamento foi dificultado devido ao relevo acidentado (CAPOBIANCO, 2001). É nessa região que se encontra a Área de Proteção Ambiental de Guaraqueçaba, com mais de 300 mil hectares de vegetação conservada da fitofisionomia Floresta Ombrófila Densa. Essa área é uma das mais importantes da região para a conservação do bioma (FERRETTI & BRITEZ, 2006). Devido a usos anteriores, como corte raso (LIEBSCH *et al.*, 2008), agricultura e bubalinocultura, a Floresta Atlântica é formada por manchas florestais em processo de regeneração natural em

diferentes estádios sucessionais (CARDOSO, 2014). Este fato faz dela uma área favorável para estudos de dinâmicas populacionais e da comunidade em sucessão, buscando assim, melhorar a compreensão de como a floresta se recupera após um distúrbio (NASCIMENTO *et al.*, 2014).

O presente estudo foi realizado em duas reservas localizadas dentro da Área de Proteção Ambiental de Guaraqueçaba: a Reserva Natural Guaricica e a Reserva Natural das Águas, ambas compostas por Floresta Ombrófila Densa, e localizadas no litoral do estado do Paraná. Nesse estudo objetivamos avaliar como processos determinísticos e estocásticos, e a alometria das árvores, afetam a coexistência das espécies durante a sucessão da floresta. O estudo é composto por dois capítulos, que têm como objetivos específicos avaliar: 1) como processos determinísticos e estocásticos afetam as dinâmicas populacionais na sucessão; e 2) como as relações alométricas de árvores de populações e comunidade de adultas e jovens variam na sucessão. A coleta de dados foi realizada em duas amostragens (2009-2011 e 2015-2016) e buscaram amostrar a comunidade de árvores e dados ambientais de um gradiente sucessional composto por florestas com diferentes classes de idade desde o abandono da área: 2-11 anos, 15-25 anos, 30-50 anos e 80 anos.

REFERÊNCIAS

- BASKERVILLE, G. L. Use of Logarithmic Regression in the Estimation of Plant Biomass. **Canadian Journal of Forestry**, v.2, p. 49-53, 1971.
- BEGON, M.; HARPER, J. L.; TOWNSEND, C. R. **Ecology: individuals, populations and communities**. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 1986.
- BUDOWSKI, G. N. Distribution of tropical American rain forest species in the light of succession processes. **Turrialba**, v. 15, p. 40-2, 1965.
- CAPOBIANCO, J. P. R. **Dossiê Mata Atlântica**. Instituto socioambiental. São Paulo, 2001.
- CARDOSO, F. A. **estruturação de comunidades vegetais em áreas sucessionais da Floresta Atlântica em diferentes tipos de solo**. Tese de doutorado (Doutorado em Ecologia e Conservação) - Universidade Federal do Paraná, Paraná, 014.
- CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: Carson, W. P.; Schnitzer, S. A. (Eds.). **Tropical forest community ecology**. Oxford: Blackwell Scientific. p. 384–408, 2008.
- CHAZDON, R. L. Regeneração de florestas tropicais. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. **Ciências Naturais**, v. 7, p. 195-218, 2012.
- CHAZDON, R. L. Tropical Forest Regeneration. **Encyclopedia of Biodiversity**, v.7, p. 277-286, 2013.
- CLEMENTS, F. E. Plant Succession: an analysis of the development of vegetation. **Carnegie Institution of Washington**, Washington, 1916.
- CONNELL, J. H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: BOER DEN, P. J.; GRADWELL, G. R. (Eds.). **Dynamics of numbers in populations**. Wageningen: Center for Agricultural Publication and Documentation, 1971. p. 298–312.
- CONNELL, J. H.; Slatyer R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **The American Naturalist**, v. 111, p. 1119-1144, 1977.
- COWLES, H. C. The Ecological Relations of the Vegetation on the Sand Dunes of Lake Michigan. Part I. - Geographical Relations of the Dune Floras. **Botanical Gazette**, v. 27, p. 95-117, 1899.
- DEAN, W. **A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira**. São Paulo: Companhia das Letras, 1996.
- EGLER, F.E. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition – a factor in old-field vegetation development. **Vegetation**, v. 4, p. 412–417, 1954.

ERIKSSON, O. Ontogenetic niche shifts and their implications for recruitment in three clonal *Vaccinium* shrubs: *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, and *Vaccinium oxycoccos*. **Canadian Journal of Botany**, v. 80, p. 635–641, 2002.

FERRETTI, A. R.; BRITEZ R. M. A restauração da Floresta Atlântica no litoral do Estado do Paraná, os trabalhos da SPVS. In: GALVÃO, A. P. M.; PORFÍRIO-DA-SILVA, V. (eds) **Restauração Florestal, fundamentos e estudos de caso**. Embrapa Florestas, Colombo, p. 87-102, 2006.

FRISSELL, D. S. The importance of fire as a natural ecological factor in Itasca State Park, Minnesota. **Quaternary Research**, v. 3, p. 397-497, 1973.

GAUSE, G. F. **The Struggle For Existence**. Baltimore: Williams & Wilkins, 1934.

GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin Torrey Botanical Club**, v. 53, p.7-26, 1926.

GLENN-LEWIN, D. C.; MAAREL, E. van der. Pattern and process of vegetation dynamics. In: GLENN-LEWIN, D. C.; PEET, R. K.; Veblen, T. T. (Eds.). **Plant Succession: theory and prediction**. Chapman & Hall, 1992. p.11-59.

GRIESEMER, J. R. Niche: theory perspectives. **Keywords in Evolutionary Biology**, p. 231-240, 1992.

GRIME, J. P. **Plant Strategies and Vegetation Processes**. Wiley, Chichester, 1979.

GRINNELL, J. The niche-relationships of the California Thrasher. **The Auk**, v.34, p. 427–433, 1917.

GRUBB, P. J. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. **Biological Reviews**, v. 52, p. 107–145, 1977.

HARPER, J. L. Approaches to the study of plant competition. In: MILTHORPE, F. L. Mechanisms in Biological Competition (Ed.). **Symposia of the Society for Experimental Biology**, v. 15, p. 1-39, 1961.

HARPER, J. L. Establishment, aggression and cohabitation in weedy species. In: BAKER, H. G.; STEBBINS, G. L. (Eds.). **The Genetics of Colonising Species**. Academic Press, New York, p. 243-268, 1965.

HARTSHORN, G. S. **Treefalls and tropical forest dynamics**. In: TOMLINSON, P. B.; ZIMMERMANN, Z.Z. (Eds.). Tropical trees as living systems. New York: Cambridge University Press, p. 617-638, 1978.

HILLERISLAMBERS, J.; ADLER, P. B.; HARPOLE, W. S.; *et al.* Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 43, 227–248, 2012.

HORN, H. S. The ecology of secondary succession. **Annual Review Ecology and Systematics**, v. 5, p. 25-37, 1974.

HUBBELL, S. P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. **Functional Ecology**, v.19, p. 166–172, 2005.

HUTCHINSON, G. E. **Concluding remarks**. Cold Spring Harbour Symp. Quantitative Biology, v. 22, p. 415-427, 1957.

HUXLEY, J. S.; TESSIER, G. Terminology of relative growth. **Nature** 137:780-781, 1936.

JANZEN, D. H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **The American Naturalist**, v. 104, p. 501–528, 1970.

JOHNSON, R. **Determinate evolution in the color-pattern of the lady-beetles**. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1910.

KING, D. A. Allometry and life history of tropical trees. **Journal of Tropical Ecology** v. 12, p. 25–44, 1996.

LETCHER, S. G.; CHAZDON, R. L.; ANDRADE, A. C. S. *et al.* Phylogenetic community structure during succession: Evidence from three Neotropical forest sites. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 14, p. 79–87, 2012.

LIEBSCH, D.; MARQUES, M. C. M.; GOLDENBERG, R. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features in the secondary succession. **Biological Conservation**, v. 141, p. 1717-1725, 2008.

LOTKA, A. The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 22, p. 461–469, 1932.

MACARTHUR, R.; LEVINS R. The limiting similitary, convergence, and divergence of coexisting species. **American Naturalist**, v. 101, p. 377-385, 1967.

MARGALEF D. R. Information theory in ecology. **International Journal of General Systems**, v. 3, p. 36–71, 1958.

MARGALEF, R. On certain unifying principles in ecology. **American Naturalist**, v. 97, p. 357- 374, 1963.

MATTHES, L. A. F.; MARTINS, F. R. Conceitos em sucessão ecológica. **Revista Brasileira de Horticultura Ornamental**, v. 2, p. 19-32, 1996.

MEINERS, S. J.; CADOTTE, M.W.; FRIDLEY, J.D.; *et al.* Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities. **Functional Ecology**, v. 29, p. 154–164, 2015.

METZGER, J. P. Conservation issues in the Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1138–1140, 2009.

MILLER, T. E. X.; RUDOLF V. H. W. Thinking inside the box: community-level consequences of stage structured populations. **Trends Ecology Evolution**, v. 26, p. 457–466, 2011.

- MITTERMEIER, R. A.; Da FONSECA G. A. B.; RYLANDS A. B.; *et al.* A brief history of biodiversity conservation in Brazil. **Conservation Biology**, v. 19, p. 601–607, 2005.
- NASCIMENTO, L. M.; SAMPAIO, E. D. S. B.; RODAL, M. J. N. *et al.* Secondary succession in a fragmented Atlantic Forest landscape: evidence of structural and diversity convergence along a chronosequence. **Journal of Forest Research**, v. 19, p. 501-513, 2014.
- NIKLAS, K. J. Plant allometry: is there a grand unifying theory? **Biological Reviews**, v. 79, p. 871-889, 2004.
- ODUM, E. P. The strategy of ecosystem development. **Science**, v. 164, p. 262-270, 1969.
- OLIVEIRA, M. C. de; SILVA JÚNIOR, M. C. Evolução histórica das teorias de sucessão vegetal e seus processos. **Centro de Ensino Superior de Catalão**, v. 24, p. 104-118, 2011.
- PICKETT, S. T. A. Succession: an evolutionary interpretation. **American Naturalist**, v. 110, p. 107-119, 1976.
- PICKETT, S. T. A.; COLLINS S. L.; ARMESTO, J. J. Mechanisms and pathways of succession. **Botanical Review**, v. 53, p. 335-371, 1987.
- POCHEVILLE, A. The ecological niche: history and recent controversies. In: HEAMS, T; HUNEMAN, P.; LECOINTRE, G., SILBERSTEIN, M. (Eds.). **Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences**. Dordrecht: Springer, 2015. p. 547-586.
- SUTHERLAND, W.; FRECKLETON, R.; GODFRAY, H. *et al.* Identification of 100 fundamental ecological questions. **Journal of Ecology**, v. 101, p. 58-67, 2013.
- SOS Mata Atlântica. Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica, Período 2016-2017, Relatório Técnico. São Paulo, 2018.
- TANSLEY, A. G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. **Ecology**, v. 16, p. 284-307, 1935.
- TILMAN, D. The resource ratio hypothesis of succession. **American Naturalist**, v. 125, p. 827- 852, 1985.
- TILMAN, D. **Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities**. Princeton University Press, New Jersey, 1988.
- VALENCIA, D. H.; JUNCÀ, M. B.; LINDE, D. V. *et al.* Tropical forest recovery and socio-economic change in El Salvador: An opportunity for the introduction of new approaches to biodiversity protection. **Applied Geography**, v. 31, p. 259-268, 2011.
- VOLTERRA, V. Variazione e fluttuazione del numero d'individui in specie animali conviventi. **Accademia Nazionale dei Lincei**, v. 2, p. 31-113, 1926.
- WERNER, E. E.; GILLIAM, J. F. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 15, p. 393-425, 1984.

WRIGHT, S. J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia**, v. 130, p. 1–14, 2002.

ZHU, Y.; QUEENBOROUGH, S. A.; CONDIT, R. *et al.* Density-dependent survival varies with species life-history strategy in a tropical forest. **Ecology Letters**, v. 21, p. 506-515, 2018.

CAPÍTULO 1

Determinismo ou estocasticidade? Compreendendo a sucessão ecológica do ponto de vista de indivíduos e populações de árvores tropicais

¹ Artigo preparado de acordo com as normas da revista “Plant Ecology and Diversity”.

Determinismo ou estocasticidade? Compreendendo a sucessão ecológica do ponto de vista de indivíduos e populações de árvores tropicais

Tamires M. Burda*, Luciana de C. Franci, Marcia C. M. Marques

Resumo

Background: Florestas tropicais secundárias, resultantes da sucessão ecológica após um distúrbio antrópico, abrigam grande parte da biodiversidade e serviços ecossistêmicos do planeta. Os processos que afetam a dinâmica sucessional, aos níveis de organismo e populacional, são importantes para compreender a coexistência das espécies nestes sistemas altamente biodiversos.

Objetivos: Avaliamos se processos determinísticos e estocásticos afetam a dinâmica da vegetação aos níveis individual e populacional, em árvores ocorrendo em floresta tropical em sucessão.

Métodos: Estudamos 16 populações de árvores em uma cronosequência (florestas com 2-11, 15-25 e 30-50 anos), em dois períodos de tempo (2010 e 2016) e utilizamos regressões logísticas multinomiais para avaliar os efeitos determinísticos (fatores abióticos e bióticos) ou estocásticos (ausência de fatores) sobre a sobrevivência de indivíduos e as taxas de vida das populações ao longo da sucessão.

Resultados: Processos determinísticos foram os principais responsáveis por variações sobre indivíduos de diferentes tamanhos, enquanto processos estocásticos foram predominantes sobre populações.

Conclusões: Tanto processos determinísticos quanto estocásticos são importantes nas dinâmicas da vegetação, entretanto, a importância relativa deles depende do nível ecológico (individual ou populacional) e do período sucessional considerado, promovendo assim, a coexistência das espécies.

Palavras-Chave: Coexistência, Demografia, Floresta tropical, Ontogenia, Regeneração natural, Taxas vitais.

Introdução

As florestas tropicais estão entre os ecossistemas mais ricos em biodiversidade do planeta (Whitmore 1998, Lewis *et al.* 2015). Mesmo que compostas principalmente por florestas secundárias, elas abrigam cerca de dois terços da diversidade de espécies terrestres (Gardner *et al.* 2009). Ao longo do tempo, as florestas secundárias tendem a aumentar a abundância de indivíduos e a riqueza de espécies (Chazdon 2014). A manutenção da biodiversidade nesses ecossistemas só parece ser possível graças a diversos mecanismos ecológicos que evitam o princípio da exclusão competitiva e favorecem a coexistência das espécies (Inamun-Narahari *et al.* 2016). Esses mecanismos afetam as dinâmicas populacionais e estruturam as comunidades durante a sucessão (Cequinell *et al.* 2018). Mesmo sendo uma das teorias mais antigas da ecologia (Cowles 1889), estudos de sucessão ecológica ainda recebem muita atenção devido à taxa crescente de áreas convertidas em florestas secundárias (Chazdon 2014), o que estimula o interesse em compreender como ocorrem as dinâmicas da vegetação e a recuperação da floresta após um distúrbio (Nascimento *et al.* 2014).

Mudanças na composição de espécies e substituição de indivíduos nas comunidades tropicais em sucessão podem ser melhor compreendidas a partir de processos determinísticos e estocásticos (Cequinell *et al.* 2018). Processos estocásticos são influenciados por eventos aleatórios que não são previsíveis (Chazdon 2008). Nesse contexto, a Teoria Neutra assume que todos os indivíduos de espécies troficamente similares possuem a mesma capacidade de se estabelecer na comunidade, e que a colonização de novas áreas depende apenas do acontecimento de eventos aleatórios (Hubbell 2001). A abordagem da sucessão pela perspectiva estocástica normalmente está atrelada a eventos de dispersão e coexistência de espécies ecologicamente equivalentes (Hubbell 1997, Chazdon 2008). Por outro lado, a perspectiva determinística assume que o estabelecimento e desempenho dos indivíduos é ditado pelas relações entre características da espécie e fatores abióticos e bióticos locais (Chase 2003). Entretanto, a importância relativa destes processos sobre a composição e a diversidade de espécies ainda não é bem compreendida (Chazdon 2008, Sutherland *et al.* 2013), principalmente em florestas secundárias (Mi *et al.* 2016).

Tradicionalmente a sucessão florestal foi estudada como sendo um processo determinístico (Clementes 1916, Finegan 1996, Rees *et al.* 2001), caracterizado pelo acúmulo e substituição de espécies (Wüertz & Anilla 2010) e influenciado por mudanças temporais de fatores ambientais e interações bióticas (Mesquita *et al.* 2001). O nicho ocupado pelas espécies e, conseqüentemente, a capacidade em adquirir recursos, afetam a demografia das

populações (Marcante *et al.* 2009) e direcionam as dinâmicas vegetacionais (Kitajima & Poorter 2008).

Para árvores, os principais recursos ambientais são luz, água e, nutrientes do solo (Kitajima & Poorter 2008). Em florestas tropicais, a água não costuma ser um recurso escasso e, apesar de vários nutrientes afetarem o crescimento e o desenvolvimento dos indivíduos (Craine & Dybziński 2013), a luz é considerada o principal recurso limitante (Grime 1979). Graças a diferenças interespecíficas no requerimento desse recurso, é possível observar um bem estabelecido *trade-off* entre crescimento e sobrevivência (Wright *et al.* 2010). Esse *trade-off* promove a colonização de áreas sucessionais iniciais por espécies intolerantes à sombra, de rápido crescimento e de curto ciclo de vida, as quais, aos poucos, dão lugar a espécies com tolerância à sombra, de crescimento lento e longo ciclo de vida (Grime 1979, Chazdon 2012, Marques *et al.* 2014). Assim, a diferenciação de nicho, além de promover o *turnover* das espécies, pode contribuir para evitar o princípio da exclusão competitiva entre grupos de plantas com diferentes tolerâncias à sombra, visto que condições limitantes para a sobrevivência, o crescimento e a reprodução dos indivíduos variam entre as espécies (Hutchinson 1957). Além deste, outros mecanismos, como dependência negativa da densidade (DND), promovem o declínio da aptidão individual de acordo com o aumento da densidade de vizinhos coespecíficos (Wright 2002, Zhu *et al.* 2018). Neste caso, relações de competição intraespecífica ou transmissão de inimigos naturais específicos do hospedeiro (Janzen 1970; Connell 1971) favorecem o enriquecimento florestal (Chazdon 2014) e a coexistência das espécies (Wright 2002, Rees *et al.* 2001, Silvertown 2004, HilleRisLambers *et al.* 2012). Assim, compreender como esses diversos mecanismos agem e interagem na comunidade em sucessão, permitindo consequentemente a manutenção da alta diversidade observada em florestas tropicais ainda é um desafio para a ecologia (Comita *et al.* 2014).

A maneira como as populações são afetadas ao longo das dinâmicas da vegetação, através de mudanças nas taxas de recrutamento e mortalidade, também pode estar relacionada com as fases de vida dos indivíduos que a compõem (Eriksson 2002). Estudos têm indicado que requerimento e uso de recursos, bem como respostas às condições ambientais e interações bióticas, não são fixos na ontogenia das plantas (e.g., Gatsuk *et al.* 1980, Lusk *et al.* 2008, Comita *et al.* 2009, Lusk *et al.* 2011). Isso ocorre porque ao longo da vida, as plantas passam por alterações ecológicas e estruturais que modificam as capacidades competitivas e a vulnerabilidade a predadores (Miller & Rudolf 2011). Deste modo, alterações ontogenéticas podem ser inferidas por meio da avaliação no tamanho das plantas, visto que diferenças de tamanho podem refletir diferentes estádios de desenvolvimento (Donovan & Ehleringer 1992).

e, consequentemente, refletir mudanças de nicho. Assim, indivíduos de diferentes tamanhos podem apresentar variações nos requerimentos de luz e outros recursos (Poorter *et al.* 2005). Apesar de estudos avaliando mudanças de nicho ao longo do crescimento dos indivíduos vegetais ainda serem escassos (Eriksson 2002, Quero *et al.* 2008), eles permitem obter avaliações mais apuradas de como mecanismos ecológicos interferem na abundância de indivíduos, e, consequentemente, afetam as dinâmicas populacionais (Grubb 1977) e a manutenção da diversidade local.

Neste estudo, avaliamos a sobrevivência de indivíduos em diferentes classes de tamanho e as taxas vitais (crescimento, recrutamento e sobrevivência) de populações de árvores ao longo de um gradiente sucessional da floresta tropical. Nós buscamos compreender como os processos estocásticos e/ou determinísticos atuam na sobrevivência dos indivíduos e nas taxas vitais das populações, contribuindo para a coexistência das espécies. Especificamente, testamos as hipóteses: 1) se processos estocásticos são os principais responsáveis pelas dinâmicas sucessionais, então as taxas vitais das populações e sobrevivência dos indivíduos de diferentes tamanhos não será afetada por interações bióticas e fatores abióticos; 2) se processos determinísticos são os principais responsáveis pelas dinâmicas sucessionais, então a dinâmica das populações e a aptidão dos indivíduos de diferentes tamanhos será afetada por interações bióticas e fatores abióticos.

Material e Métodos

Área de estudo

Realizamos o estudo em uma área de Floresta Tropical no sul do Brasil, mais especificamente em uma área de fitofisionomia de Floresta Ombrófila Densa localizada nas Reserva Natural Guaricica (8.600 ha) e Reserva Natural das Águas (3.300 ha), no município de Antonina, estado do Paraná, sul do Brasil (25°19'15"S e 45°42'24"O). A altitude das reservas varia desde o nível do mar até 500 m. Na região, o clima é caracterizado como subtropical úmido com verões quentes nas regiões serranas, subtropical úmido com verões frescos nos planaltos, e tropical superúmido, quente e chuvoso nas planícies (SPVS 2012). A temperatura média anual varia entre 20,8°C e 22°C, e a pluviosidade média anual entre 3.300 e 3.450 mm (Ferreti & Britez 2006). Os solos predominantes são Argissolos, Cambissolos, Neossolos e Gleissolos (Ferretti & Britez 2006).

A região é bem preservada (> 68% da área da região são cobertas por florestas naturais) e compõe o maior remanescente da Floresta Atlântica do Brasil (Kauano *et al.*

2014). Alguns locais específicos dentro das reservas sofreram desmatamento nos últimos 100 anos para a implantação de pastagens para a criação intensiva de búfalos (Hofer *et al.* 2011). Estas áreas de pastagem foram abandonadas em diferentes períodos de tempo, resultando num mosaico de florestas em diferentes estádios sucessionais.

Escolhemos áreas florestais que se regeneraram naturalmente após o abandono da pastagem para estabelecer uma cronosequência: 2-11 anos, 15-25 anos, e 30-50 anos desde o abandono. Em cada estágio, nós instalamos 10 parcelas circulares com 14 m de raio cada (616 m²) e, em cada parcela, uma subparcela concêntrica de 4 m de raio (50,25 m²), totalizando 30 parcelas e 1,8 ha amostrados (Apêndice Figura S1).

Coleta de dados

Para caracterizar a disponibilidade de luz no sub-bosque e as características do solo, calculamos a cobertura média do dossel (%), e quantificamos os teores de macro e micronutrientes e as características físicas do solo. Para facilitar a coleta de dados do dossel, as parcelas foram subdivididas em quatro quadrantes (sentido norte, sul, leste e oeste). No meio de cada quadrante um densiômetro esférico foi posicionado (Lemmon 1956), e um valor médio foi estimado para a parcela. Para o solo, em cada parcela foram amostrados três pontos equidistantes, todos em três profundidades (0-5 cm, 5-10 cm e 10-20 cm), compondo assim, uma amostragem mista de cada profundidade. Foram determinados os teores de: Al (cmolc/dm³), Ca (cmolc/dm³), K (cmolc/dm³), N (%), P (mg.dm-3), C (%), Cu (mg.dm-3), Mn (mg.dm-3), Fe (mg.dm-3), Zn (mg.dm-3), areia (g.Kg-1), argila (g.Kg-1), silte (g.Kg-1), e pH. Utilizamos esses dados para calcular os teores médios dos componentes físico-químicos do solo para cada parcela, considerando todas as profundidades. Estas medidas foram realizadas em 2016.

O levantamento da vegetação foi realizado em duas amostragens, a primeira em 2009-2011 (Cardoso 2014) e a segunda, em 2015-2016 (Cequinel *et al.* 2018). Nas parcelas, amostramos os indivíduos arbóreos com diâmetro à altura do peito (DAP) $\geq 5,0$ cm e nas subparcelas, também amostramos indivíduos arbóreos com DAP $< 5,0$ cm ou altura mínima de 1,30 m. Todos os indivíduos foram marcados, identificados, e tiveram a altura total e o diâmetro medidos. A altura foi mensurada com uma vara telemétrica, enquanto o diâmetro foi mensurado com fita diamétrica (DAP $\geq 5,0$ cm) ou paquímetro (DAP $< 5,0$ cm). Na segunda amostragem, foram anotados os indivíduos ausentes e os novos.

Seleção das populações e determinação das classes de tamanho e das taxas vitais

Da comunidade amostrada para cada estágio sucessional, selecionamos as populações das espécies que apresentavam um mínimo de 60 indivíduos. Ao total, selecionamos 16 populações de 12 espécies, sendo que destas populações, quatro ocorriam no estágio inicial de sucessão, sete no estágio médio, e cinco no estágio avançado (Apêndice Tabela S1). Para cada espécie selecionada, determinamos classes de tamanho baseadas na distribuição de frequência de altura dos indivíduos, tendo em vista que essa medida foi mensurada de forma padronizada para indivíduos de diferentes tamanhos. O número de classes de tamanho variou de duas a quatro de acordo com a espécie. Dispostas em ordem crescente, as classes foram denominadas: classe 1 – C1, classe 2 – C2, classe 3 – C3, e classe 4 – C4 (Apêndice Tabela S1). Em nível de indivíduo, utilizamos as classes de tamanho na amostragem de 2015-2016 para investigar como a sobrevivência de indivíduos de diferentes tamanhos é afetada por fatores determinísticos e/ou estocásticos. Em nível de população, utilizamos as mudanças de classes de tamanho entre as duas amostragens para inferir sobre o crescimento dos indivíduos. Indivíduos que não mudaram de classe de tamanho foram classificados como de igual tamanho (I). Para populações, além do crescimento, utilizamos o registro dos indivíduos sobreviventes (presentes em ambas as amostragens) e recrutas (presentes apenas na segunda amostragem) para inferir as taxas vitais.

Manipulação dos dados: variáveis abióticas e bióticas

Os dados abióticos foram utilizados para representar a variação de disponibilidade de luz no sub-bosque e as características do solo. Devido à grande quantidade de variáveis do solo, realizamos uma análise de componentes principais (PCA) incluindo o cálculo do círculo de equilíbrio por idade sucessional, para verificar a colinearidade, selecionar as variáveis que mais contribuíram para o diagrama de ordenação (Borcard *et al.* 2011) e reduzi-las a poucos eixos. Extraímos os eixos que explicavam ao menos 75% da variação dos dados (Legendre *et al.* 2013) (Figura S2). Assim, obtivemos eixos com as seguintes variáveis para cada idade sucessional: Al (cmolc/dm³), K (cmolc/dm³), Fe (mg.dm⁻³) e Zn (mg.dm⁻³) para o estágio sucessional inicial; K (cmolc/dm³) e pH para o intermediário; e argila (g.Kg⁻¹) para o tardio.

Para determinar as variáveis bióticas, indicativas de interações bióticas, estimamos as áreas basais intra- e interespecíficas (calculada a partir do DAP da primeira amostragem) de indivíduos da mesma espécie ou do conjunto de outras espécies, respectivamente. O somatório das áreas basais de indivíduos coespecíficos foi utilizado como um indicativo do

espaço ocupado por indivíduos de uma mesma espécie, enquanto o somatório das áreas basais dos indivíduos de demais espécies foi utilizado como indicativo de espaço ocupado por indivíduos de diferentes espécies. Para tornar todas as variáveis proporcionais, todas foram transformadas (\log_{10} ou $\arcsen\sqrt{x}$, conforme o caso) (Gotelli & Ellison 2010).

Análise de dados: Regressões logísticas multinomiais

Usamos Regressões Logísticas Multinomiais (RLMs) para analisar como as variáveis abióticas e bióticas afetam *i)* a sobrevivência de indivíduos nas diferentes classes de tamanho; e *ii)* as taxas vitais das populações. Em nível de indivíduo, a variável resposta foi a classe de tamanho dos indivíduos (dado categórico: C1, C2, C3 e C4). Para as populações, as taxas vitais foram representadas por dados categóricos também (M – morto, R – recruta, e para os sobreviventes de uma amostra a outra, indicamos a mudança de classes de tamanho da primeira para a segunda amostragem. Exemplo: mudança de classe de tamanho C1 para classe C2). As duas abordagens foram feitas para todas as populações selecionadas em cada estágio sucessional. Utilizamos RLMs por serem modelos ideais para casos nos quais a variável dependente é categórica e há grande número de variáveis independentes (Ledolter 2013).

Para calcular a RLM, é necessário indicar arbitrariamente uma categoria da variável resposta como referência para os cálculos. Para a primeira abordagem (classes de tamanho dos indivíduos), indicamos a categoria de classe de tamanho dos menores indivíduos (C1), e para a segunda abordagem (taxas vitais das populações), indicamos a categoria de indivíduos que não mudaram de classe de tamanho (I). Em ambas as análises, as variáveis abióticas (cobertura do dossel e solo) e bióticas (áreas basais intra- e interespecíficas) foram as variáveis preditoras. Construímos oito modelos para cada população em cada estágio sucessional para cada uma das abordagens, os quais eram compostos pelo modelo completo (cobertura do dossel + solo + áreas basais), combinação das variáveis preditoras (cobertura do dossel + solo, cobertura do dossel + áreas basais, e solo + áreas basais), modelos com cada variável preditora isolada (cobertura do dossel, solo, e áreas basais), e modelo sem efeito (não incluía nenhuma variável). O modelo com melhor desempenho, para cada população em cada estágio sucessional, foi selecionado por Critério de Informação de Akaike (AICc). Quando mais de um modelo apresentou $\Delta AIC \leq 2$, escolhemos aquele com menor valor de ΔAIC e com o maior peso (Burnham & Anderson 2002). Quando o modelo sem efeito foi selecionado, inferimos estocasticidade. Os RLMs foram calculados usando o pacote ‘lme4’ (Bates *et al.* 2015) para R (R Core Team 2017).

Resultados

Efeitos do ambiente e da área basal sobre a sobrevivência de indivíduos nas diferentes classes de tamanho

Das 16 populações analisadas, 11 tiveram modelos selecionados que continham como preditores fatores bióticos e abióticos (Figura 1, Tabela S2). Essas 11 populações estavam concentradas sobretudo nas idades sucessionais de 15-25 e 30-50 anos. Em 2-11 anos, todas as populações, exceto de *Myrsine coriacea*, tiveram o modelo sem efeito selecionado. De modo geral, a influência de fatores abióticos foi predominante em todo o gradiente sucessional, enquanto fatores bióticos foram prevalentes apenas sobre indivíduos em 15-25 anos. Neste caso, as áreas basais intra- e interespecífica tenderam a influenciar negativamente a sobrevivência de indivíduos médios e grandes (C2 e C3) em relação a indivíduos pequenos (C1). Para os fatores abióticos, apesar de haver variações de acordo com a população considerada, de modo geral, o aumento da cobertura do dossel teve influência positiva sobre a sobrevivência de indivíduos médios e grandes (C2, C3 e C4) quando comparadas as de indivíduos pequenos (C1), em todo o gradiente sucessional. O solo apresentou tanto influência positiva quanto negativa, entretanto, em 30-50 anos, influenciou de forma predominantemente positiva a sobrevivência de indivíduos grandes (C3 e C4), em comparação a indivíduos pequenos (C1).

Efeitos do ambiente e da biomassa sobre as taxas vitais das populações

As taxas vitais das populações, de modo geral, não foram afetadas por fatores bióticos e abióticos, visto que das 16 populações analisadas, 10 tiveram o modelo sem efeito selecionado. Das populações que tiveram as taxas vitais afetadas por fatores bióticos e abióticos, grande parte se encontrava em áreas de 2-11 anos (Figura 2, Tabela S3). Não foi possível observar padrões únicos de influência dos fatores bióticos e abióticos que afetaram as populações, pois houve grande variação entre as espécies. Em 2-11 e 15-25 anos, todos os fatores (áreas basais, cobertura do dossel e solo) foram selecionados, enquanto na idade de 30-50 anos, apenas a cobertura vegetal influenciou as taxas vitais. Em relação aos fatores abióticos, de modo geral, o aumento da cobertura do dossel tendeu a influenciar positivamente a sobrevivência, e o solo exerceu tanto influência positiva quanto negativa nas taxas vitais, em todo o gradiente sucessional. Para os fatores bióticos, foi observado que, de modo geral, o aumento da área basal interespecífica tendeu a influenciar positivamente a

sobrevivência e o recrutamento, enquanto o crescimento sofreu maior variação conforme a espécie. A área basal intraespecífica tendeu a influenciar negativamente a sobrevivência.

Discussão

Neste estudo, abordamos os efeitos de processos determinísticos e estocásticos sobre indivíduos de diferentes tamanhos e taxas vitais de populações ao longo de um gradiente sucessional. Como já observado em outros estudos, encontramos evidências que ambos os processos afetam as dinâmicas da vegetação (Chazdon 2008). Entretanto, nosso estudo indica que processos determinísticos influenciam principalmente em nível de indivíduo, enquanto a ausência de padrões em nível populacional indica maior influência de processos estocásticos.

Determinismo na dinâmica sucessional no nível de indivíduo

A importância de propriedades em nível de indivíduo afetando a sucessão foi explicitamente reconhecida por Gleason (1926). Em nosso estudo, a sobrevivência de indivíduos de diferentes tamanhos foi afetada tanto por processos estocásticos quanto determinísticos, entretanto, esses últimos foram predominantes. Mesmo que menos frequentes, mecanismos estocásticos foram evidentes principalmente sobre indivíduos de populações em áreas de sucessão inicial. Em início de sucessão, não há um dossel bem formado, fato que faz com que indivíduos de diferentes tamanhos estejam expostos a temperaturas extremas, ventos de maior velocidade, e menores níveis de umidade do solo (Swanson *et al.* 2011). Nesse contexto, aumenta a probabilidade dos indivíduos serem afetados, independente do tamanho, por distúrbios naturais estocásticos.

A influência de fatores abióticos foi mais frequente ao longo de todo processo sucessional, contudo, em áreas de 15-25 anos, fatores bióticos se destacaram. Variações da influência desses fatores sobre indivíduos de diferentes tamanhos sugerem que eles ocupam diferentes nichos (Jurinitz *et al.* 2013). A diminuição do recurso luminoso favoreceu a sobrevivência de árvores médias e grandes, e desfavoreceu de árvores pequenas, principalmente em áreas de 2-11 e 15-25 anos, indicando que a luz é o principal recurso limitante para indivíduos pequenos nesse estágio de sucessão (Pastor & Post 1986). Em florestas tropicais, apenas 0,5 a 3% da radiação solar chega a indivíduos pequenos (Montgomery and Chazdon 2002). Nesse período, populações dominantes apresentam rápido crescimento em altura e curto ciclo de vida (Chazdon 2008), assim, indivíduos pequenos,

possivelmente mais jovens, requerem alta luminosidade para manter seu metabolismo e são prejudicados em ambientes sombreados.

Conforme o avanço da sucessão, espécies tolerantes à sombra passam a dominar. O crescimento lento e a alta alocação de biomassa em folhas e expansão da copa, característicos dessas espécies (Kohyama & Hotta 1990, King 1991), fazem com que altos níveis de luminosidade não sejam essenciais para a sobrevivência e crescimento. A luz pode não ser o principal recurso das florestas tropicais quando outros recursos são limitantes, tal como nutrientes do solo e água (Grime 1979). Em idade sucessional mais avançada, o solo teve efeitos predominantes, neste caso, a diferenciação de nicho devido a características físico-químicas do solo pode ser difícil de distinguir, porque pode estar associada a inúmeros fatores locais, como topografia e precipitação (Kitajima & Poorter 2008). Em nosso estudo, a maior influência positiva do solo sobre a sobrevivência de indivíduos médios e grandes em áreas de 30-50 anos pode ser explicada pelas variações dos teores de argila. O conteúdo de argila tende a aumentar conforme o avanço sucessional, e costuma enriquecer o solo com nutrientes e água (Dress 1993). A diminuição da sobrevivência de indivíduos pequenos em solos com altos teores de argila, já foi observado em floresta tropical associada a períodos de seca (Barbosa *et al.* 2012); entretanto, na área de estudo, períodos de seca não são comuns. Em florestas úmidas, como a deste estudo, solos argilosos podem ser hipóxicos e letais para raízes jovens de indivíduos pequenos (Yamada *et al.* 2005).

Interações bióticas se destacaram em áreas de 15-25 anos, e afetaram indivíduos de *Psychotria nuda* em área de 30-50 anos também. Esses resultados reforçam a teoria de que interações bióticas tendem a ser mais influentes conforme o avanço sucessional (Callaway & Walker 1997). Conforme o avanço sucessional, o aumento da abundância de indivíduos e a diminuição do gradiente luminoso tendem a promover forte competição (Oliver & Larson 1998). Como observado em outros estudos (Goldberg & Barton 1992, Adler *et al.* 2018), a competição intraespecífica indicou ser mais influente, principalmente sobre indivíduos de tamanho médios e grandes, visto que, possivelmente esses se encontram em maior densidade na comunidade.

Estocasticidade na dinâmica sucessional no nível de população

Como previsto em outros estudos, processos determinísticos e estocásticos foram importantes em nível populacional (Lande & Engen 2003), entretanto, a ausência de mecanismos ecológicos bióticos e abióticos foi mais frequente, indicando que processos

estocásticos podem ser predominantes nas populações. Em diversas espécies, a estocasticidade demográfica é resultado de eventos independentes de mortalidade, reprodução e recrutamento, causando flutuações aleatórias na dinâmica populacional, principalmente em populações pequenas (Lande & Engen 2003). O aumento da influência de processos estocásticos sobre a vegetação conforme o avanço da sucessão, como observado neste estudo, já foi visto para florestas tropicais em outros lugares do planeta (Ward & Thornton 2000).

Apesar desse padrão, populações, principalmente em áreas de 2-11 anos, foram afetadas por fatores determinísticos. Essas populações foram influenciadas tanto por fatores bióticos quanto abióticos. A diminuição da luminosidade afetou de forma variada as populações nessa idade sucessional, visto que a sobrevivência foi favorecida, mas o recrutamento desfavorecido. A sobrevivência das árvores indica que a luz não é um recurso limitante para indivíduos já estabelecidos nas populações, visto que, esses possivelmente são grandes e já possuem suas copas expostas à luz, entretanto, recrutas são afetados pela diminuição do recurso luminoso, visto que em início de sucessão as populações são de espécies intolerantes à sombra e necessitam de alto recurso luminoso para sobreviver e se manter na população (Pessoa & Araujo 2014). Em relação aos fatores bióticos, o aumento da área basal interespecífica, de modo geral, favoreceu a sobrevivência e o recrutamento, enquanto o aumento da área basal intraespecífica desfavoreceu a sobrevivência, indicando que mecanismos DND estão influenciando as populações. Estudos indicam que espécies de crescimento rápido, características do início do processo sucessional, são as mais afetadas por DND (Zhu 2018). Nesse contexto, a sobrevivência de árvores já estabelecidas nas populações pode estar sendo influenciada negativamente devido a forte competição intraespecífica, visto que essas árvores ocupam o mesmo nicho. Enquanto próximo a indivíduos intraespecíficos, mecanismos de diferenciação de nicho permitem a coexistência e sobrevivência dos indivíduos, e até mesmo, podem beneficiar o recrutamento devido a interações de facilitação (Cequinel *et al.* 2018).

Conclusão

Nesse trabalho, analisamos se processos determinísticos e estocásticos afetam as dinâmicas vegetais por meio da influência sobre indivíduos de diferentes tamanhos e sobre as taxas vitais das populações, ao longo do gradiente sucessional, em Floresta Tropical. Nossos resultados indicaram que ambos os processos são importantes em nível de indivíduo e população, entretanto, a predominância deles variou conforme o nível ecológico considerado,

e conforme o estágio sucessional. Em nível de indivíduo, processos determinísticos foram predominantes, e tenderam a se intensificar conforme o avanço sucessional, enquanto em nível populacional, processos estocásticos foram predominantes, e foram mais frequentes conforme o avanço sucessional. Em relação aos processos determinísticos, tanto fatores bióticos quanto abióticos influenciaram. Para os indivíduos, demonstramos que diferenças de tamanho são importantes para compreender como diferentes processos ecológicos agem sobre indivíduos que ocupam diferentes nichos, e assim, contribuem para a diferenciação e coexistência das espécies (Clark 2010). De modo geral, as taxas vitais populacionais foram menos afetadas por processos determinísticos, fato que indica a importância da estocasticidade ambiental e demográfica em nível de populações. Entretanto, o padrão encontrado neste estudo pode também estar associado a ruídos provenientes do pequeno tamanho das populações amostradas, a estimativas populacionais geradas para um curto período de tempo, visto que árvores tem um ciclo de vida longo, ou devido a necessidade de se incluir outras variáveis preditoras na análise, indicando assim, que estudos em maiores escalas necessitam ser realizados para confirmar a importância relativa de processos determinísticos e estocásticos nas taxas vitais de populações de árvores tropicais em regeneração. Portanto, concluímos que as dinâmicas vegetais durante a sucessão são resultado de diferentes fatores agindo sobre indivíduos e populações, que promovem alterações previsíveis e não previsíveis na comunidade em sucessão, e assim, facilitam a coexistência de diferentes espécies.

Referências

- Achard, F. *et al.* (2002) Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297:999–1002.
- Adler PB, Smull D, Beard KH *et al.* 2018 Competition and coexistence in plant communities: intraspecific competition is stronger than interspecific competition. *Ecology letters* 21: 1319-1329.
- Baraloto C, Goldberg DE, Bonal D. 2005. Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. *Ecology* 86:2461-2472.
- Barbosa CEA, Misiewicz TC, Fine PVA, Costa FRC. 2013. Plant Ontogeny, Spatial Distance, and Soil Type Influence Patterns of Relatedness in a Common Amazonian Tree. *Plos One* 8: e62639.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67:1–48.
- Bigelow SW, Canham CD. 2002. Community organization of tree species along soil gradients in a northeastern USA forest. *Journal of Ecology* 90:188–200.
- Borcard D, Gilet F, Legendre P. 2011. Numerical Ecology with R. Springer-Verlag, New York.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. Second Edition, Springer, New York.
- Callaway RM, Walker LR. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78(7): 1958–65.
- Cardoso F. 2014. A estruturação de comunidades vegetais em áreas sucessionais da Floresta Atlântica em diferentes tipos de solo. - PhD thesis, Universidade Federal do Paraná.
- Caswell H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation, 2nd edn. Sinauer, Massachusetts.
- Cequinel A, Capellesso ES, Marcilio-silva V, Cardoso FCG, Marques MCM. 2018. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics Determinism in tree turnover during the succession of a tropical forest. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 34:120-128.
- Chazdon RL. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. In: CARSON, W. P.; SCHNITZER, S. A. (Eds.). Tropical forest community ecology. Oxford: Blackwell Scientific. p. 384–408.
- Chazdon RL. 2014. Second Growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation. The University Of Chicago Press, Chicago and London.
- Clark, J. 2010. Individuals and the Variation Needed for High Species Diversity in forest tree.
- Clements FE. 1916. Plant Succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Comita LS, Queenborough SA, Murphy SJ, Eck JL, Xu K, Krishnadas M, Beckman N, Zhu Y. 2014. Testing predictions of the Janzen–Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance and density-dependent seed and seedling survival. *Journal of Ecology* 102:845–856.
- Connell JH. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Boer den P J, Gradwell G R, eds, Dynamics of numbers in populations. Wageningen: Center for Agricultural Publication and Documentation, 298–312.
- Cowles HC. 1899. The Ecological Relations of the Vegetation on the Sand Dunes of Lake Michigan. Part I. - Geographical Relations of the Dune Floras. *Botanical Gazette*, 27:95-117.

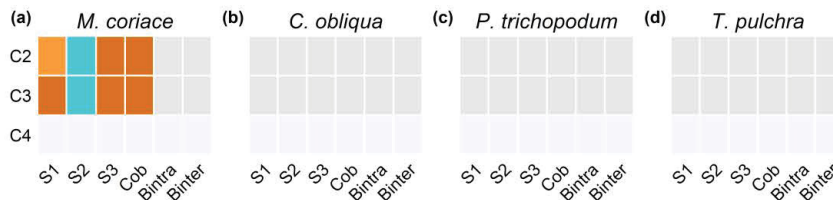
- Donovan LA, Ehleringer JR. 1992. Contrasting water-use patterns among size and life-history classes of a semi-arid shrub. *Functional Ecology* 6:482–488.
- Douma JC, de Haan MW, Aerts R, *et al.* 2012. Succession-induced trait shifts across a wide range of NW European ecosystems are driven by light and modulated by initial abiotic conditions. *J Ecol.* 2012 100(2): 366–80.
- Dray S, Legendre P, Peres-Neto PP. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196:483–493.
- Dress LR, Manu A, Wilding LP. 1993. Characteristics of aeolian dusts in Niger, West Africa. *Geoderma* 59:213–233.
- Embrapa – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. 2013. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. 3ª ed. Brasília, 353 p.
- Eriksson O. 2002. Ontogenetic niche shifts and their implications for recruitment in three clonal *Vaccinium* shrubs: *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, and *Vaccinium oxycoccos*. *Canadian Journal of Botany* 80:635–641.
- Ferretti AR, Britez RM. 2006. A restauração da Floresta Atlântica no litoral do Estado do Paraná, os trabalhos da SPVS. In: Galvão APM, Porfírio-da-Silva V. (eds) Restauração Florestal, fundamentos e estudos de caso. Embrapa Florestas, Colombo, pp 87–102.
- Gardner TA, Barlow J, Chazdon R, Ewers RM, Harvey CA, Peres CA, Sodhi NS. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters* 12:561–582.
- Gatsuk LE, Smirnova OV, Vorontzova LI *et al.* 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* 68:675–696.
- Gleason HA. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin Torrey Botanical Club* 53:7–26.
- Goldberg, D.E. & Barton, A.M. 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities - a review of field experiments with plants. *Am. Nat.*, 139:771–801.
- Gotelli NJ, Ellison AM. 2010. Princípios de Estatística em Ecologia. Artmed, Rio Grande do Sul, Brasil.
- Grime JP. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. Wiley, Chichester, UK.
- Grubb PJ. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52:107–145.
- HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM. 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43:227–248.
- Hutchinson GE 1957 Concluding remarks. - Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol. 22:415–427.
- Hofer H, Bihn J, Borges C *et al.* 2011. InBioVeritas – Valuating nature in the southern Mata Atlântica of Brazil. *Procedia Environmental Sciences* 9:64–71.
- Hubbell SP. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs* 16:S9—S21.
- Iida Y, Poorter L, Sterck F, Kassim AR, Potts MD, Kubo T, Kohyama TS. 2014. Linking size-dependent growth and mortality with architectural traits across 145 co-occurring tropical tree species. *Ecology* 95:353–363.
- Inman-Narahari F, Ostertag R, Hubbell SP *et al.* 2016. Density-dependent seedling mortality varies with light availability and species abundance in wet and dry Hawaiian forests. *Journal of Ecology* 104:773–780.
- Jacomine PKT. 2009. A nova classificação brasileira de solos. *Anais da Academia Pernambucana de Ciência Agrônômica*, v. 5 e 6, p. 161–179.

- Janzen DH 1970 Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104:501–528.
- Jurinitz CF, Oliveira AA, Bruna EM. 2013. Abiotic and Biotic Influences on Early-Stage Survival in Two Shade-Tolerant Tree Species in Brazil's Atlantic Forest. *Biotropica* 1-9.
- Kitajima K, Poorter L. 2008. Functional basis for resource niche differentiation by tropical trees. In: Carson WP, Schnitzer SA. eds. *Tropical forest community ecology*. Oxford: Blackwell Publishing, in press.
- Laanisto L & Niinemets U. 2015. Polytolerance to abiotic stresses: how universal is the shade-drought tolerance trade-off in woody species? *Global Ecology and Biogeography* 24: 571–580.
- Lasky JR, Uriarte M, Boukili VK. 2014. Trait-mediated assembly processes predict successional changes in community diversity of tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111:5616–5621.
- Ledolter J. 2013. Data mining and business analytics with R. Multinomial Logistic Regression.
- Lefkovich L. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21:1–18.
- Legendre P, Gillet F, Borcard D. 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer, New York.
- Lemmon PE 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science* 2:314–320.
- Lewis SL, Edwards DP, Galbraith D. 2015. Increasing human dominance of tropical forests. *Science* 349:827-831.
- Lusk CH, Falster DS, Jara-Vergara CK, Jimenez-Castillo M, Saldaña-Mendoza A. 2008. Ontogenetic variation in light requirements of juvenile rainforest evergreens. *Functional Ecology* 22:454-459.
- Lusk CH, Pérez-Millaqueo MM, Piper FI *et al.* 2011. Ontogeny, understorey light interception and simulated carbon gain of juvenile rainforest evergreens differing in shade tolerance. *Annals of Botany* 109:419-428.
- Marques M C M, Zwiener V P, Ramos F M *et al.* 2014. Forest structure and species composition along a successional gradient of Lowland Atlantic Forest in Southern Brazil. *Biotaneotropica* 14: e20140094.
- Mesquita RCG, Ickles K, Ganade G *et al.* 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 89:528–537.
- Mi, X., Swenson N. G., Jia, Q. *et al.* 2016. Stochastic assembly in a subtropical forest chronosequence: evidence from contrasting changes of species, phylogenetic and functional dissimilarity over succession. *Nature* 6:32596.
- Montgomery RA and Chazdon RL. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131, 165–174
- Nascimento LM, Sampaio EDSB, Rodal MJN *et al.* 2014 Secondary succession in a fragmented Atlantic Forest landscape: evidence of structural and diversity convergence along a chronosequence. *Journal of Forest Research* 19:501-513.
- Pessoa SVA, Araujo DSD. 2014. Tree community dynamics in a submontane forest in southeastern Brazil: growth, recruitment, mortality and changes in species composition over a seven-year period. *Acta Botanica Brasilica* 28:190-197.
- Poorter L, Bongers F, Sterck F *et al.* 2005 Beyond the regeneration phase: Differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology* 93:256-267.
- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta- analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* 193:30–50.

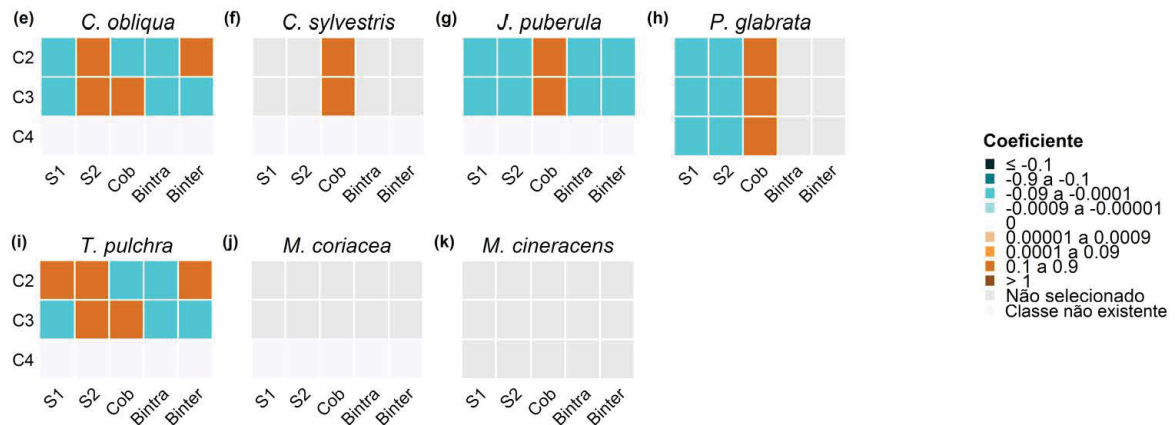
- Quero JL, Gómez-Aparicio L, Zamora R, Maestre FT. 2008. Shifts in the regeneration niche of an endangered tree (*Acer opalus* ssp. *granatense*) during ontogeny: Using an ecological concept for application. *Basic and Applied Ecology* 9:635-644.
- R Core Team. 2017. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rees MCR. 2001. Long-Term Studies of Vegetation Dynamics. *Science* 293:293-650.
- Reich PB. 2000. Do tall trees scale physiological heights? *Trends in Ecology and Evolution*, 15:41–42.
- Sendall KM, Lusk CH, Reich PB. 2016. Trade-offs in juvenile growth potential vs. shade - tolerance among subtropical rain forest trees on soils of contrasting fertility. *Functional Ecology* 30:845-855.
- Silvertown J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution* 19:605-611.
- Stubben CJ, Milligan BG. 2007. Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software* 22:1–23
- Sutherland W, Freckleton R, Godfray H *et al.* 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology* 101:58-67.
- SPVS – Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem. 2012. Revisão dos Planos de Manejo das Reservas Naturais Morro da Mina, Rio Cachoeira e Serra Itaquí – Paraná.
- Whitmore TC. 1998. An introduction to tropical rain forests. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Valladares F, Niinemets U. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 39:237–257.
- Walker RL, Wardle DA, Bardget RD *et al.* 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98:725–736.
- Ward SA, Thorton WB. 2000. Chance and determinism in the development of isolated communities. *Global Ecology and Biogeography* 9:7-18.
- Weiher E, Keddy PA. 1995. Assembly Rules, Null Models, and Trait Dispersion: New Questions from Old Patterns. *Oikos* 74(1): 159–164.
- Wright SJ. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1-14.
- Wright SJ, Kitajima K, Kraft NJB, Reich PB, Wright IJ, Bunker DE, Condit R, Dalling JW, Davies SJ, Díaz S, Engelbrecht BMJ, Harms KE, Hubbell S, Marks CO, Ruiz-Jaen MC, Salvador CM, Zanne AE. 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91:3664-3674.
- Würtz A, Anilla A. 2010. Ecological succession as an energy dispersal process. *BioSystems* 100:70-78.
- Yamada T, Suzuki E, Yamakura T, Tan S. 2005. Tap-root depth of tropical seedlings in relation to species-specific edaphic preferences. *Journal of Tropical Ecology* 21(2):155-160.
- Young T, Petersen D, Clary JJ. 2005. The ecology of restoration: Historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* 8:662-673.
- Zhu Y, Queenborough SA, Condit R *et al.* 2018. Density-dependent survival varies with species life-history strategy in a tropical forest. *Ecology Letters* 21:506-515.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer Science & Business Media, New York.

Figura 1. Coeficiente das Regressões Logísticas Multinomiais para as classes de tamanho dos indivíduos das populações em diferentes idades sucessionais: 2-11 anos (a, b, c e d); 15-25 anos (e, f, g, h, i, j, e k) e 30-50 anos (l, m, n, o, e p). C2 = Classe de tamanho 2; C3 = Classe de tamanho 3; C4 = Classe de tamanho 4; R = Recrutamento; S Sobrevivência; S1 = Solo (eixo 1 – PCA); S2 = Solo (eixo 2 – PCA); S3 = Solo (eixo 3 – PCA); Cob = cobertura do dossel; Bintra = Área basal intraespecífica; Binter = Área basal interespecífica.

2-11 anos



15-25 anos



30-50 anos

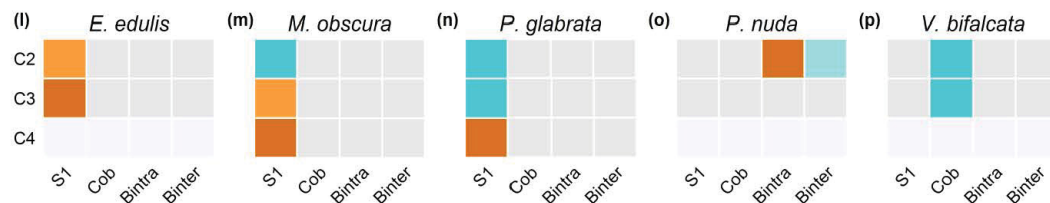
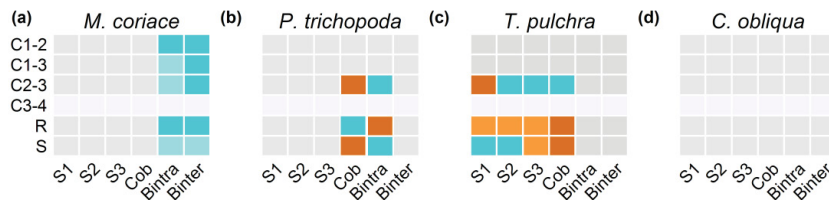
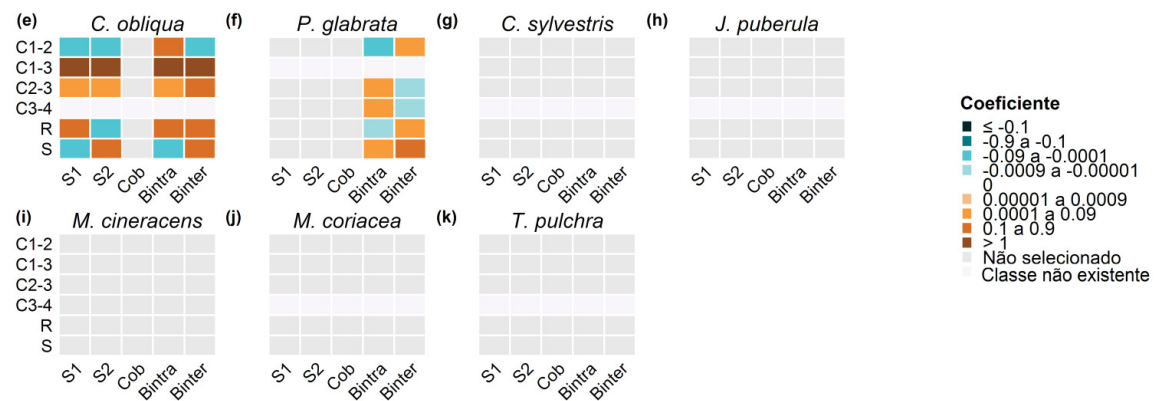


Figura 2. Coeficiente das Regressões Logísticas Multinomiais para as taxas vitais das populações em diferentes idades sucessionais. Idade de 2-11 anos: a, b, c e d; idade 15-25 anos: e, f, g, h, i, j, e k; idade 30-50 anos: l, m, n, o, e p. C1-2 = Crescimento classe 1 para classe 2; C1-3 = Crescimento classe 1 para classe 3; C2-3 = Crescimento classe 2 para classe 3; C3-4 = Crescimento classe 3 para classe 4; R = Recrutamento; S- Sobrevivência; S1 = Solo (eixo 1 – PCA); S2 = Solo (eixo 2 – PCA); S3 = Solo (eixo 3 – PCA); Cob = cobertura do dossel; Bintra = Área basal intraespecífica; Binter = Área basal interespecífica.

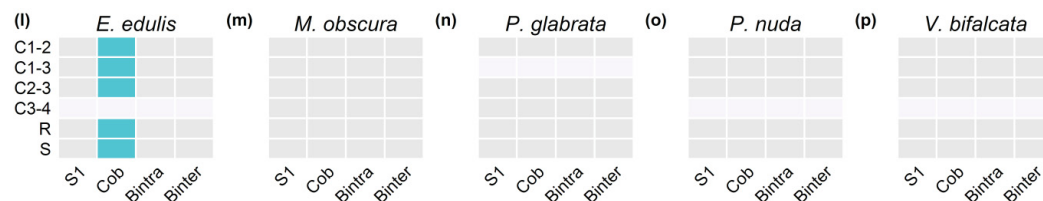
2-11 anos



15-25 anos



30-50 anos



Material suplementar

Tabela S1. Populações selecionadas para o estudo em cada idade sucessional e seus respectivos tamanhos amostrais (N) e suas respectivas classes de tamanho em altura (m).

| Família | Espécie | Idade sucessional | N | Classe 1 | Classe 2 | Classe 3 | Classe 4 |
|-----------------|---|----------------------|-----|-------------|---------------|--------------|----------|
| Arecaceae | <i>Euterpe edulis</i> Mart. | 30-50 | 61 | 1,50 – 5,99 | 6,00 – 9,99 | > 10,00 | - |
| Bignoniaceae | <i>Jacaranda puberula</i> Cham. | 15-25 | 75 | 1,30 – 1,99 | 2,00 – 9,99 | > 10,00 | - |
| Melastomataceae | <i>Miconia cinerascens</i> Miq. | 15-25 | 105 | 1,30 – 2,99 | 3,00 – 5,99 | 6,00 – 7,99 | > 8,00 |
| | <i>Pleroma trichopodum</i> DC. | 2-11 | 131 | 1,80 – 2,99 | 3,00 – 5,99 | > 6,00 | - |
| | <i>Tibouchina pulchra</i> Cogn. | 2-11 | 152 | 1,80 – 3,99 | 4,00 – 13,99 | > 14,00 | - |
| | | 15-25 | 204 | | | | |
| Myrtaceae | <i>Marlierea obscura</i> O. Berg | 30-50 | 60 | 1,30 – 2,99 | 3,00 – 5,99 | 6,00 – 7,99 | > 8,00 |
| Peraceae | <i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill. | 15-25 | 111 | 1,30 – 5,99 | 6,00 – 9,99 | 10,0 – 15,99 | > 16,00 |
| | | 30-50 | 116 | | | | |
| Primulaceae | <i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult | 2-11 | 151 | 1,70 – 5,99 | 6,00 – 9,99 | > 10,00 | - |
| | | 15-25 | 125 | | | | |
| Rubiaceae | <i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schltdl.) Wawra | 30-50 | 113 | 1,30 – 5,99 | > 6,0 | - | - |
| Salicaceae | <i>Casearia obliqua</i> Spreng. | 2-11 | 84 | 1,70 – 5,99 | 6,00 – 9,99 | > 10,00 | - |
| Salicaceae | | 15-25 | 71 | | | | |
| Salicaceae | <i>Casearia sylvestris</i> Sw. | 15-25 | 60 | 1,70 – 5,99 | 6,00 – 9,99 | > 10,00 | - |
| Vockysiaceae | <i>Vochysia bifalcata</i> Warm | 30-50 | 67 | 1,30 – 9,99 | 10,00 – 14,99 | > 15,00 | - |

Tabela S2 Coeficientes das Regressões Logísticas Multinomiais dos indivíduos de diferentes classes de tamanho das populações ao longo do gradiente sucessional. Populações que exibem apenas o valor do intercepto tiveram o modelo sem efeito selecionado. Bintra = Área basal intraespecífica; Binter = Área basal interespecífica; C1-2 = Crescimento de indivíduos Classe 1 para a Classe 2; C1-3 = Crescimento de indivíduos Classe 1 para a Classe 3; C2-3 = Crescimento de indivíduos Classe 2 para a Classe 3; C3-4 = Crescimento de indivíduos Classe 3 para a Classe 4; Cob = cobertura de dossel; Coef = Coeficiente; EP = erro padrão; R = Recrutamento; S = Sobrevivência; S1 = Solo (eixo 1 – PCA); S2 = Solo (eixo 2 – PCA); S3 = Solo (eixo 3 – PCA).

| Idade sucessional | Espécie | Fatores | C2 | | C3 | | C4 | |
|-------------------|-----------------------|------------|---------|---------|---------|---------|--------|--------|
| | | | Coef | EP | Coef | EP | Coef | EP |
| 2-11 | <i>M. coriacea</i> | Intercepto | -18,64 | 7,96 | -25,00 | 8,36 | - | - |
| | | S1 | 0,09 | 0,75 | 2,57 | 0,99 | - | - |
| | | S2 | -3,77 | 2,05 | -1,55 | 2,15 | - | - |
| | | S3 | 2,80 | 1,53 | 3,31 | 1,58 | - | - |
| | | Cob | 19,13 | 7,94 | 23,58 | 8,30 | - | - |
| | <i>C. obliqua</i> | Intercepto | 1,54 | 0,34 | -1,20 | 0,65 | - | - |
| 15-25 | <i>P. trichopoda</i> | Intercepto | 1,38 | 0,39 | 1,91 | 0,37 | - | - |
| | <i>T. pulchra</i> | Intercepto | 3,11 | 0,45 | -0,91 | 0,83 | - | - |
| | <i>C. obliqua</i> | Intercepto | -134,33 | -134,33 | 301,99 | 301,9 | - | - |
| | | S1 | -9,93 | -9,93 | -25,64 | -25,64 | - | - |
| | | S2 | 25,43 | 25,43 | 69,58 | 69,58 | - | - |
| | | Cob | -242,20 | -242,20 | 512,51 | 512,51 | - | - |
| | | Bintra | -1,88 | -1,88 | -55,13 | -55,13 | - | - |
| | | Binter | 110,45 | 110,45 | -202,79 | -202,79 | - | - |
| | <i>C. sylvestris</i> | Intercepto | -7,51 | 14,30 | -42,13 | 19,56 | - | - |
| | | Cob | 6,96 | 11,13 | 32,66 | 15,03 | - | - |
| | <i>J. puberula</i> | Intercepto | 18,57 | 180,56 | 130,32 | 206,72 | - | - |
| | | S1 | -5,02 | 7,77 | -8,91 | 8,07 | - | - |
| | | S2 | -2,24 | 3,81 | -11,43 | 6,45 | - | - |
| | | Cob | 144,23 | 187,94 | 301,87 | 217,61 | - | - |
| | | Bintra | -4,18 | 7,17 | -7,14 | 7,33 | - | - |
| | | Binter | -46,96 | 44,16 | -123,49 | 73,57 | - | - |
| | <i>P. glabrata</i> | Intercepto | -11,807 | 17,43 | -13,56 | 15,74 | -191 | 133,93 |
| | | S1 | -1,06 | 0,87 | -0,71 | 0,67 | -19,96 | 15,85 |
| | | S2 | -2,10 | 0,80 | -2,76 | 0,75 | -6,97 | 5,61 |
| | | Cob | 8,66 | 13,61 | 10,62 | 12,31 | 139,30 | 96,88 |
| | <i>T. pulchra</i> | Intercepto | 174,84 | 107,83 | -115,91 | 105,09 | - | - |
| | | S1 | 7,86 | 3,12 | -3,79 | 3,09 | - | - |
| | | S2 | 14,99 | 35,48 | 16,93 | 35,52 | - | - |
| | | Cob | -115,74 | 123,92 | 208,20 | 127,18 | - | - |
| | | Bintra | -17,65 | 59,47 | -30,33 | 59,55 | - | - |
| | | Binter | 10,96 | 5,44 | -9,25 | 5,47 | - | - |
| | <i>M. cinerascens</i> | Intercepto | -0,20 | 0,37 | 0,40 | 0,32 | 0,523 | 0,315 |
| | <i>M. coriacea</i> | Intercepto | 2,89 | 1,02 | 4,33 | 1,00 | - | - |
| 30-50 | <i>E. edulis</i> | Intercepto | 0,65 | 0,49 | 0,21 | 0,60 | - | - |
| | | S1 | 1,05 | 0,97 | 3,09 | 1,11 | - | - |
| | <i>M. obscura</i> | Intercepto | -1,32 | 0,97 | 0,24 | 0,57 | 0,94 | 0,50 |
| | | S1 | -1,05 | 1,35 | 0,50 | 0,88 | 1,70 | 0,82 |
| | <i>P. glabrata</i> | Intercepto | 0,31 | 0,58 | 1,14 | 0,53 | 1,31 | 0,54 |
| | | S1 | -2,62 | 1,37 | -1,93 | 1,31 | 3,09 | 1,82 |

| Tabela S2 (continuação) | | | | | | | | |
|-------------------------|---------------------|------------|--------|-------|--------|-------|------|----|
| Idade sucessional | Espécie | Fatores | C2 | | C3 | | C4 | |
| | | | Coef | EP | Coef | EP | Coef | EP |
| 30-50 | <i>P. nuda</i> | Intercepto | -0.25 | 34.54 | - | - | - | - |
| | | Bintra | 1.82 | 0.92 | - | - | - | - |
| | | Binter | -1.41 | 8.07 | - | - | - | - |
| | <i>V. bifalcata</i> | Intercepto | 51.08 | 25.91 | 66.78 | 24.89 | - | - |
| | | Cob | -37.89 | 19.14 | -49.29 | 18.39 | - | - |

Tabela S3 Coeficientes das Regressões Logísticas Multinomiais das taxas vitais das espécies ao longo do gradiente sucessional. Populações que exibem apenas o valor do intercepto tiveram o modelo sem efeito selecionado. Bintra = Área basal intraespecífica; Binter = Área basal interespecífica; C1-2 = Crescimento de indivíduos Classe 1 para a Classe 2; C1-3 = Crescimento de indivíduos Classe 1 para a Classe 3; C2-3 = Crescimento de indivíduos Classe 2 para a Classe 3; C3-4 = Crescimento de indivíduos Classe 3 para a Classe 4; Cob = cobertura de dossel; Coef = Coeficiente; EP = erro padrão; R = Recrutamento; S = Sobrevivência; S1 = Solo (eixo 1 – PCA); S2 = Solo (eixo 2 – PCA); S3 = Solo (eixo 3 – PCA).

| Idade sucessional | Espécie | Fatores | C1-2 | | | C1-3 | | | C2-3 | | | C3-4 | | | S | | | R | | |
|----------------------|------------------------|------------|---------|--------|-------|-------|---------|-------|-------|-------|------|------|------|----|--------|--------|----------|-------|------|----|
| | | | Coef | EP | Coef | EP | Coef | EP | Coef | EP | Coef | EP | Coef | EP | Coef | EP | Coef | EP | Coef | EP |
| 2-11 | <i>M. coriacea</i> | Intercepto | 12,73 | 5,62 | 17,21 | 7,30 | 9,48 | 3,73 | - | - | - | - | - | - | -2,39 | 4,02 | 11,14 | 3,92 | | |
| | | Bintra | -1,39 | 0,71 | -0,29 | 1,08 | -0,15 | 0,46 | - | - | - | - | - | - | 0,07 | 0,45 | -1,51 | 0,41 | | |
| | | Binter | -3,08 | 1,50 | -5,67 | 2,21 | -2,68 | 0,97 | - | - | - | - | - | - | 0,74 | 1,06 | -1,96 | 0,99 | | |
| | <i>P. trichopodium</i> | Intercepto | - | - | - | - | -0,32 | 3,13 | - | - | - | - | - | - | 27,44 | 17,92 | -5,93 | 4,75 | | |
| | | Bintra | - | - | - | - | 1,63 | 1,77 | - | - | - | - | - | - | -22,12 | 13,02 | 7,63 | 3,69 | | |
| | | Cob | - | - | - | - | -0,32 | 3,13 | - | - | - | - | - | - | 27,44 | 17,92 | -5,93 | 4,75 | | |
| | <i>T. pulchra</i> | Intercepto | - | - | - | - | -6,32 | 27,59 | - | - | - | - | - | - | -3,27 | 4,80 | -6,32 | 4,14 | | |
| | | S1 | - | - | - | - | 9,77 | 56,54 | - | - | - | - | - | - | -1,71 | 1,19 | 0,26 | 1,14 | | |
| | | S2 | - | - | - | - | -1,29 | 62,33 | - | - | - | - | - | - | -3,36 | 1,96 | 0,80 | 1,83 | | |
| | | S3 | - | - | - | - | -3,91 | 36,62 | - | - | - | - | - | - | 0,38 | 1,04 | 0,91 | 0,96 | | |
| | | Cob | - | - | - | - | -6,25 | 50,52 | - | - | - | - | - | - | 4,19 | 4,22 | 5,77 | 3,41 | | |
| 15-25 | <i>C. obliqua</i> | Intercepto | -1,79 | 0,44 | - | - | -2,89 | 0,72 | - | - | - | - | - | - | 1,18 | 0,34 | -1,01 | 0,32 | | |
| | | Intercepto | -64,88 | 105,89 | - | - | -114,49 | 139,8 | - | - | - | - | - | - | -6,36 | 39,95 | -1779,72 | 44,16 | | |
| | <i>C. obliqua</i> | S1 | -23,52 | 3,15 | - | - | 1,93 | 3,73 | - | - | - | - | - | - | -27,65 | 1,18 | 152,33 | 7,12 | | |
| | | S2 | -39,40 | 61,42 | - | - | 2,90 | 3,49 | - | - | - | - | - | - | 56,08 | 23,17 | -248,16 | 18,61 | | |
| | | Bintra | 288,95 | 326,66 | - | - | 0,69 | 2,75 | - | - | - | - | - | - | -83,36 | 123,79 | 184,37 | 10,48 | | |
| | | Binter | -227,08 | 245,69 | - | - | 26,71 | 31,58 | - | - | - | - | - | - | 65,84 | 93,07 | 313,48 | 10,00 | | |
| | <i>P. glabrata</i> | Intercepto | 18,21 | 50,23 | - | - | 28,52 | 18,83 | 9,40 | 50,20 | - | - | - | - | -41,89 | 19,03 | -2,53 | 23,15 | | |
| | | Bintra | -24,05 | 23,78 | - | - | 0,15 | 0,53 | 2,94 | 3,66 | - | - | - | - | 1,02 | 0,40 | -1,23 | 0,35 | | |
| | | Binter | 1,55 | 10,61 | - | - | -7,42 | 4,72 | -5,36 | 14,56 | - | - | - | - | 9,96 | 4,69 | 1,17 | 5,64 | | |
| | <i>C. sylvestris</i> | Intercepto | - | - | - | - | -2,03 | 0,48 | - | - | - | - | - | - | -1,85 | 0,44 | -1,56 | 0,39 | | |
| | <i>J. puberula</i> | Intercepto | -3,07 | 0,72 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1,28 | 0,33 | -1,05 | 0,30 | | |
| | <i>M. cinerascens</i> | Intercepto | - | - | - | - | 29,93 | 0,59 | -9,70 | 0,35 | - | - | - | - | 27,87 | 0,25 | -1,19 | 0,27 | | |
| | <i>M. coriacea</i> | Intercepto | - | - | - | - | -2,13 | 0,35 | - | - | - | - | - | - | 0,93 | 0,21 | -2,94 | 0,51 | | |
| | <i>T. pulchra</i> | Intercepto | - | - | - | - | -2,31 | 0,33 | - | - | - | - | - | - | 0,53 | 0,16 | -1,48 | 0,23 | | |
| | <i>E. edulis</i> | Intercepto | 7,93 | 20,56 | 4,45 | 16,62 | 75,10 | 44,47 | - | - | - | - | - | - | 20,49 | 14,26 | 5,02 | 10,16 | | |
| | | Cob | -7,96 | 15,73 | -4,98 | 12,64 | -58,97 | 35,00 | - | - | - | - | - | - | -14,34 | 10,57 | -4,50 | 7,72 | | |

Tabela S3 (continuação)

| Idade sucessional | Espécie | Fatores | C1-2 | | C1-3 | | C2-3 | | C3-4 | | S | | R | |
|----------------------|---------------------|------------|-------|------|-------|------|-------|------|-------|------|------|------|-------|------|
| | | | Coef | EP | Coef | EP | Coef | EP | Coef | EP | Coef | EP | Coef | EP |
| 30-50 | <i>M. obscura</i> | Intercepto | -2,83 | 0,72 | - | - | -2,14 | 0,52 | -2,14 | 0,52 | 1,91 | 0,47 | -1,32 | 0,37 |
| | <i>P. glabrata</i> | Intercepto | -4,20 | 1,00 | -4,20 | 1,00 | -1,72 | 0,31 | -3,10 | 0,59 | 1,90 | 0,33 | -1,37 | 0,27 |
| | <i>P. muda</i> | Intercepto | -3,45 | 0,71 | - | - | - | - | - | - | 1,74 | 0,32 | -0,77 | 0,22 |
| | <i>V. bifalcata</i> | Intercepto | -2,42 | 0,60 | - | - | -2,14 | 0,52 | - | - | 0,81 | 0,31 | -1,91 | 0,47 |

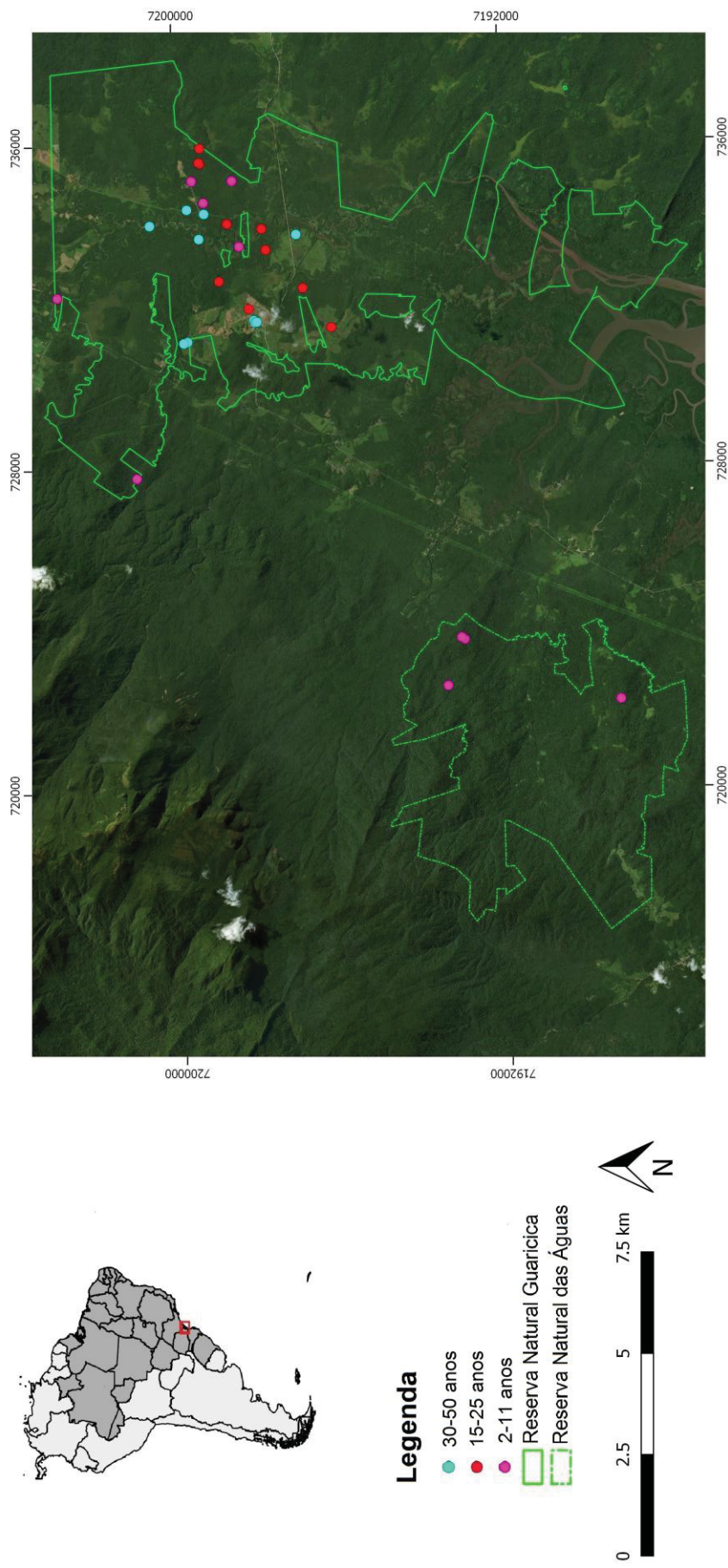


Figura S1. Localização das parcelas estudadas no litoral do Paraná.

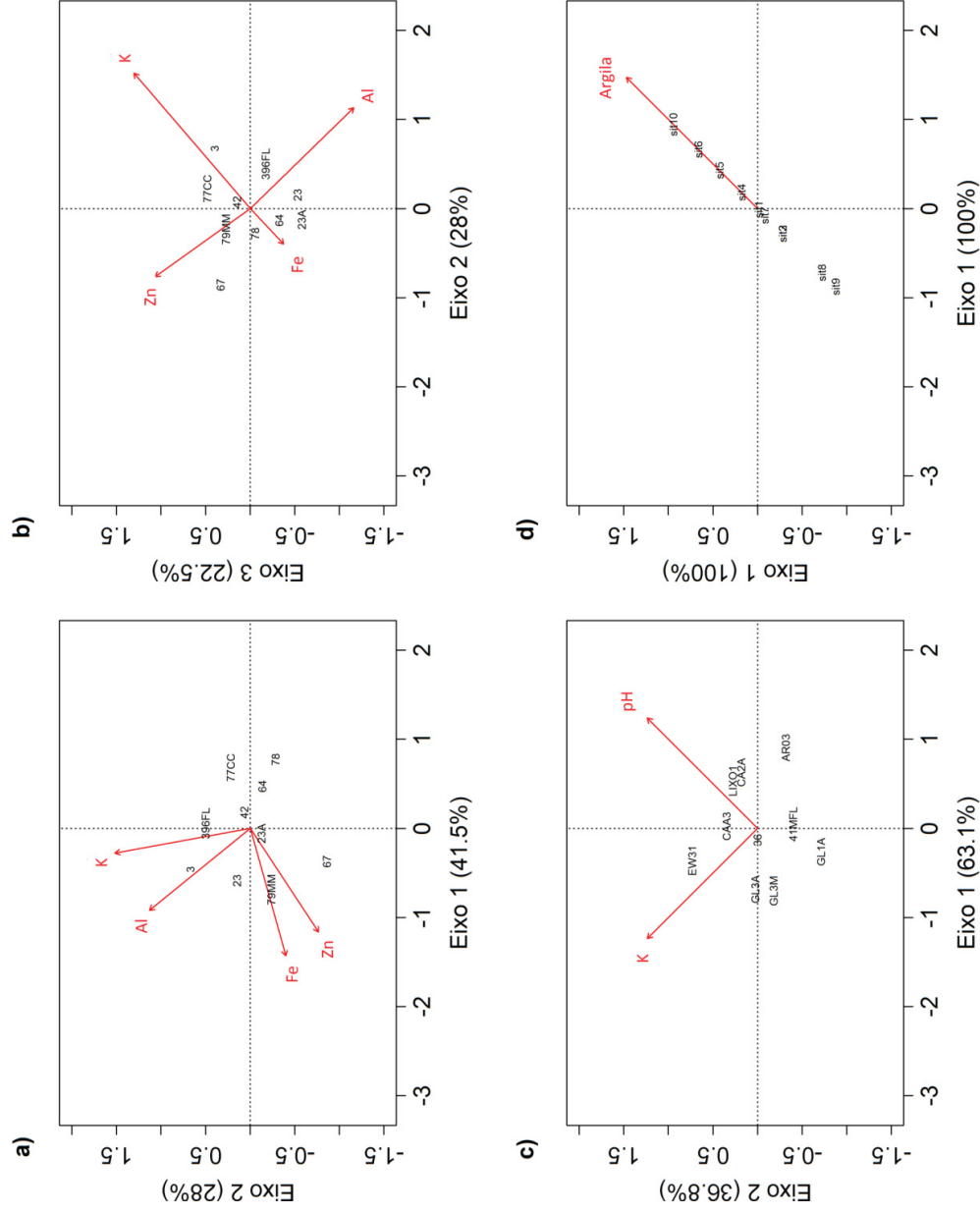


Figura S2. Análise de eixos principais (PCA) dos componentes do solo. a) 2-11 anos (eixo 1 e eixo 2); b) 2-11 anos (eixo 2 e eixo 3); c) 15-25 anos (eixo 1 e eixo 2); d) 30-50 anos (eixo 1).

CAPÍTULO 2

Relações alométricas de árvores tropicais ao longo de um gradiente sucessional²

² Artigo preparado de acordo com as normas da revista “Trees: structure and function”.

Relações alométricas de árvores tropicais ao longo de um gradiente sucessional

Tamires Marcela Burda, Elivane S. Capellesso, Luciana de C. Franci, Márcia C. M. Marques

***Key message* A sucessão altera as relações alométricas de árvores adultas e jovens da comunidade florestal.**

Resumo

As relações de tamanho e forma das árvores podem influenciar as dinâmicas da vegetação. Comunidades em sucessão, comuns em regiões tropicais, apresentam grande riqueza e abundância de espécies em diferentes estádios de vida, além da grande variação de condições ambientais e relações bióticas. O objetivo desse trabalho foi compreender como as relações alométricas são alteradas no gradiente sucessional em nível de populações e comunidade em uma floresta tropical. Para jovens e adultos foi mensurado o diâmetro e a altura do caule, além do volume da copa das adultas, em um gradiente sucessional de 7 a >80 anos. Análises alométricas foram feitas através de regressões lineares usando o eixo principal padronizado. Os resultados indicam que, de modo geral, as relações alométricas das populações mais abundantes refletem as relações em nível de comunidade. A comunidade juvenil apresentou padrão linear de aumento do investimento em altura em relação ao diâmetro, conforme o avanço da sucessão, enquanto adultas apresentaram maior investimento em altura em 7-17 e 35-55 anos. O volume da copa foi maior, em relação ao diâmetro, para adultas em idade sucessional inicial e intermediária, enquanto a relação copa e altura indicou um grande investimento de volume de copa apenas em 20-30 anos. Variações do investimento em altura e copa indicam que características de tolerância à sombra e variações do gradiente luminoso são os principais motivadores de mudanças alométricas, e que ao longo da vida das plantas, e esses padrões podem mudar devido a mudanças de nicho ontogenético. Portanto, relações alométricas se alteram conforme a idade sucessional e a ontogenia dos indivíduos, e afetam as dinâmicas vegetais e até mesmo a coexistência das espécies.

Palavras-chave: Arquitetura de árvores, Competição, Florestas secundárias, Ontogenia, Sucessão.

Introdução

Compreender a alometria de árvores, i.e., as relações entre tamanho e forma, é essencial para a ecologia, visto que diferenças relativas de crescimento em partes do corpo das plantas afetam a estruturação e as funções florestais (King 1996). Padrões de alocação de recursos no corpo da planta são uma expressão visível e momentânea de suas demandas funcionais (Bartusková *et al.* 2002), refletindo, assim, diferentes estratégias de sobrevivência frente a fatores endógenos (interações bióticas) e exógenos (ambiente abiótico) (Bongers and Sterck 1998; Archbald and Bond 2003; Heineman *et al.* 2011). Variações desses fatores podem afetar a forma dos indivíduos e, consequentemente, influenciar as dinâmicas da vegetação (Whittaker 1993). Estudos da estruturação florestal ao longo do tempo podem ser feitos através da análise da comunidade em sucessão (Denslow and Guzman 2000; Chazdon 2012; Marques *et al.* 2014). Devido à intensa pressão antrópica, a transformação de florestas tropicais em florestas secundárias com diferentes idades sucessionais se tornou um fenômeno sem precedentes (Chazdon 2012). Essas áreas podem ser de grande interesse para estudos alométricos, pois elas permitem acompanhar como as mudanças nas relações corporais dos indivíduos que compõem a comunidade em sucessão podem afetar a estruturação florestal, o acúmulo de carbono, o fluxo de nutrientes, entre outros fatores (Vitousek *et al.* 1988).

Ao longo do gradiente sucessional, é possível observar diferentes processos e estratégias ecológicas das espécies da comunidade em sucessão (Chanthorn *et al.* 2017), as quais podem refletir a priorização de diferentes funções, tal como suporte, aquisição de carbono e exploração espacial (Antin *et al.* 2013). Um *trade-off* ecológico bem estabelecido entre crescimento e sobrevivência do indivíduo é resultado de características intrínsecas e alterações na disponibilidade de luz durante a sucessão (Kitajima and Poorter 2008; Wright *et al.* 2010; Sendall *et al.* 2016). De modo geral, espécies no início da colonização apresentam um rápido crescimento em altura e pouco investimento em características que favorecem a sobrevivência a longo prazo (Shukla and Ramakrishnan 1986; Poorter 2000; Poorter *et al.* 2003); enquanto espécies mais tardias investem mais em atributos que garantam sua sobrevivência e, por isso, crescem mais lentamente (Grime 1979, King *et al.* 2006). Interações de competição pelo recurso luminoso são tidas como as principais motivadoras de mudanças individuais e da própria comunidade (Grime 1979). Nesses casos, é possível observar que o alongamento do caule é extremamente importante para determinar o sucesso das plantas (Weiner and Thomas 1992), visto a necessidade de expor a copa a regiões mais iluminadas (O'Brien 1995; Lida *et al.* 2011). No entanto, maior crescimento em altura pode causar maior

estresse hídrico associado a vias hidráulicas e potenciais gravitacionais (Domec *et al.* 2008), fato que torna necessário o incremento em diâmetro para exercer apoio mecânico e suportar o peso do caule e da copa (McMagon 1973; Niklas 1994; Turner 2001; Feldpausch *et al.* 2011). As relações entre altura e diâmetro contribuem para a estabilização da relação entre a copa e o próprio volume da árvore (Pretzsch and Dieler 2012). A copa tem papel essencial na interceptação de luz, e sua intensa variação de formato e morfologia indicam alta plasticidade (Blanchard *et al.* 2016), fato que pode contribuir para a própria estruturação do dossel e manutenção da alta biodiversidade (Pretzsch 2014). Mesmo com todas as evidências da ampla variação dessas relações corporais, componentes verticais que estruturam as florestas e processos que causam suas variações ainda permanecem pouco estudados que componentes estruturais horizontais da floresta (como densidade de caules e área basal) (Feldpausch *et al.* 2011).

Apesar de outros estudos em florestas tropicais também evidenciarem a importância da alometria para caracterização da comunidade sucessional (Chanthorn *et al.* 2017), poucos estudos consideram a ontogenia dos indivíduos da comunidade. Relações intrínsecas entre tamanho, idade e estádios de vida ontogenéticos também mudam significativamente as trajetórias morfológicas e fisiológicas das plantas (Day and Greenwood 2011), fazendo com que os padrões alométricos nem sempre sejam previsíveis ou ocorram de forma linear (Niinemets 2006; Sterck and Bongers 2001). À medida que a planta cresce, há um aumento exponencial do tamanho corporal, levando a modificações em estratégias de transporte de água, nutrientes e carboidratos, e comunicação entre os tecidos (Day and Greenwood 2011). Além de mudanças fisiológicas, ao longo da vida das plantas, elas passam por alterações ecológicas e estruturais que modificam as capacidades competitivas e a vulnerabilidade a predadores e patógenos (Miller and Rudolf 2011), caracterizando mudanças de nicho ontogenético (Paterno *et al.* 2016). Indivíduos jovens vivem no sub-bosque da floresta e, portanto, são sombreados por árvores adultas, experimentando, assim, uma forte competição pelo recurso luminoso (Kitajima and Poorter 2008). Em um ambiente em constante mudança, como florestas em sucessão, padrões de diminuição do recurso luminoso no sub-bosque são comuns devido à arquitetura da copa de árvores adultas que provoca o fechamento do dossel (Kitajima *et al.* 2005), tornando o ambiente ainda mais hostil para juvenis. Apesar de estudos avaliando mudanças de nicho ao longo do crescimento dos indivíduos vegetais serem escassos (Eriksson 2002; Quero *et al.* 2008), devido as mudanças ecológicas pela qual esses organismos passam, recentemente pesquisas têm reconhecido que mudanças ontogenéticas

têm grande capacidade de influenciar a estrutura e as dinâmicas de populações e comunidades (Ross and Persson 2013; Nakazawa 2015).

Neste estudo, investigamos como ocorrem as mudanças nas relações alométricas de populações e da comunidade de árvores jovens e adultas durante o processo sucessional de floresta tropical. Buscamos compreender como relações entre diâmetro e altura do caule, e volume da copa, se alteram com o avanço sucessional. Especificamente, nossas hipóteses são: 1) para árvores adultas, há um decréscimo do investimento em altura em relação ao diâmetro do caule e ao volume da copa conforme o avanço sucessional; 2) para árvores jovens, há maior investimento em altura em relação ao investimento em diâmetro conforme o avanço sucessional.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em uma área de Floresta Tropical no sul do Brasil, mais especificamente na fitofisionomia de Floresta Ombrófila Densa localizada nas Reserva Natural Guaricica (8600 ha) e Reserva Natural das Águas (3300 ha), no município de Antonina, estado do Paraná, sul do Brasil (25°19'15"S e 45°42'24"O). A altitude das reservas varia desde o nível do mar até 500 m. Na região, o clima é caracterizado como subtropical úmido com verões quentes nas regiões serranas, subtropical úmido com verões frescos nos planaltos, e tropical superúmido, quente e chuvoso nas planícies (SPVS 2012). A temperatura média anual varia entre 20,8°C e 22°C, e a pluviosidade média anual entre 3.300 e 3.450 mm (Ferreti & Britez 2006). Os solos predominantes são Argissolos, Cambissolos, Neossolos e Gleissolos (Ferretti & Britez 2006).

A região é bem preservada (mais de 68% da área são remanescentes florestais) e compõe o maior remanescente da Floresta Atlântica do Brasil (Kauano *et al.* 2014). Alguns locais dentro das reservas sofreram desmatamento nos últimos 100 anos para a implantação de pastagens para a criação intensiva de búfalos (Hofer *et al.* 2011). Estas áreas de pastagem foram abandonadas em diferentes períodos de tempo, resultando num mosaico de florestas com diferentes idades sucessionais (Marques *et al.* 2014).

Delineamento amostral e coleta de dados

Foram instaladas 35 parcelas circulares com 14 m de raio cada (616 m²) e, em cada parcela, uma subparcela concêntrica de 4 m de raio (50,25 m²), totalizando 2,5 ha amostrados. As parcelas foram distribuídas em locais onde a floresta se regenerou naturalmente, a partir de áreas de pastagem abandonadas em diferentes intervalos de tempo (Apêndice Figura S1). Assim, a cronossequência representa florestas em quatro idades de desenvolvimento sucessional: 7-17 anos, 20-30 anos, 35-55 anos e >80 anos, totalizando 10 parcelas em cada idade, com exceção da idade avançada, em que foram amostradas apenas cinco parcelas devido à dificuldade de se encontrar regiões da floresta em estágio avançado de sucessão (Figura S1).

Foram amostrados do dossel para caracterizar a disponibilidade de luz, e dados estruturais dos indivíduos. Para caracterizar a disponibilidade de luz no sub-bosque, calculamos a cobertura média do dossel (%). As parcelas foram subdivididas em quatro quadrantes (sentido norte, sul, leste e oeste), para facilitar a coleta de dados, e no meio de cada quadrante um densiômetro esférico foi posicionado (Lemmon 1956), e um valor médio de cobertura foi estimado. Amostramos os indivíduos com diâmetro à altura do peito (DAP) \geq 5,0 cm (chamados a partir daqui de indivíduos adultos) e nas subparcelas amostramos indivíduos com DAP $<$ 5 cm ou altura mínima de 1,30 m (chamados a partir daqui de indivíduos jovens), nos quais foram medidos a altura e o diâmetro da base (DAB). Os dados de tamanho dos indivíduos foram coletados em 2015-2016 (Cequinel *et al.* 2018). Todos os indivíduos arbóreos localizados nas parcelas foram numerados, identificados em nível de espécie, e tiveram a altura (H) e diâmetro mensurados. A H dos indivíduos adultos foi medida com uma vara telemétrica e o DAP, com fita diamétrica; nos jovens, a H foi medida com régua e o DAB com paquímetro. Indivíduos grandes com caules múltiplos foram incluídos quando pelo menos um dos caules apresentava DAP \geq 5,0 cm. Para esses indivíduos, o diâmetro único correspondente foi estimado através do cálculo do diâmetro quadrático (Macdicken *et al.* 1991). Para os adultos, foi estimado o volume da copa (VC), através da mensuração da área da copa (AC, em m²) e da profundidade da mesma (PC, em m). Para calcular a AC, utilizamos o raio das duas medidas perpendiculares do diâmetro da copa que foram mensuradas com uma trena laser, através da fórmula: $AC = \text{raio1} \times \text{raio2} \times \pi$. A PC foi estimada como sendo a diferença entre H total e a H da primeira bifurcação do caule. Assumindo uma forma semi elíptica, o VC foi calculado através da seguinte equação: $VC = \frac{1}{2}$

$\times 4/3 \times AC \times PC$ (Osland *et al.* 2014). Para jovens o VC não foi mensurado devido ao pequeno tamanho da copa.

Análises de dados

A análise dos dados foi feita em nível de comunidade e população. Para a comunidade, utilizamos todos os indivíduos jovens e adultos presentes em cada idade sucessional, separados pela ontogenia, enquanto para as populações, utilizamos apenas dados de indivíduos adultos, visto que não havia número amostral suficiente para jovens. Seleccionamos as populações que apresentavam número amostral mínimo de 20 indivíduos em cada idade sucessional, em pelo menos duas idades sucessionais. Devido à falta de número amostral mínimo, não foram incluídas populações em áreas > 80 anos. Seleccionamos as populações de: *Alchornea glandulosa* Poepp. & Endl. (Euphorbiaceae), *Casearia obliqua* Spreng. (Salicaceae), *Hyeronima alchorneoides* Allemão (Phyllanthaceae), *Myrsine coriacea* (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult. (Primulaceae) e *Pera glabrata* (Schott) Baill (Peraceae). Para populações e comunidade de adultas, avaliamos as relações entre H e DAP, H e VC, e DAP e VC, e para jovens, apenas a relação H e DAB.

Para as análises, primeiramente foram feitas as distribuições da H e DAB de jovens, e H, DAP e VC de adultas no gradiente sucessional. A comparação das distribuições foi feita por teste de Kolmogorov-smirnov, utilizando o pacote ‘dgof’ versão 1.2 (Arnold *et al.* 2013). Para calcular as relações alométricas, os dados foram transformados em \log_{10} (Gotelli and Ellison 2010), e submetidos a regressões lineares usando o eixo principal padronizado (*standardized major axis*), que é um método ideal para descrever a relação entre duas variáveis independentes (Warton *et al.* 2012). Após gerar os modelos, comparamos parâmetros das retas, coeficiente angular (b) e intercepto (a), para comunidades e populações em cada idade sucessional usando correlações de Pearson (r) e Teste t de Student (t), respectivamente. As análises foram realizadas com o pacote ‘smatr’ versão 3.4-8 (Warton *et al.* 2018) para R (R Core Team 2018).

Resultados

O gradiente sucessional foi caracterizado por um aumento de cobertura do dossel com o avanço sucessional. A cobertura média do dossel foi de 71% em áreas de 7-17 anos, de 92% em 20-30 anos, de 94,5% em 35-55 anos, e de 95,7% em >80 anos. Ao total,

amostramos 2885 indivíduos adultos e 821 indivíduos jovens (Apêndice Tabela S1). Encontramos diferenças entre as distribuições de H, DAB, DAP e VC de jovens e adultos em diferentes idades sucessionais (Apêndice Figura S2). Jovens variaram de 1 a 10 m de H, entretanto, a maior frequência de indivíduos jovens apresentaram H aproximada de 2.5 m em todas as idades sucessionais (Figura S2a, S2b, S2c e S2d). A distribuição da altura dos indivíduos jovens de 7-17 anos foi significativamente diferente da distribuição de jovens 35-55 anos ($D = 0,18$; $p < 0,05$) para as demais idades não foram observadas diferenças significativas. O DAB dos jovens variou de 0,1 a 4,9 cm para todas as idades e, de modo geral, o número de indivíduos foi bem distribuído para todas as classes de tamanho de diâmetro. Entretanto, para as idades 20-30 e 35-55 anos, foi possível observar um maior número de indivíduos com DAB variando de 1 a 2 cm (Apêndice Figura S2e, S2f, e S2g, S2h). A distribuição do DAB dos indivíduos de 20-30 anos e 35-55 anos foi diferente de >80 anos ($D = 0,25$; $p < 0,05$) (Apêndice Tabela S4).

Árvores adultas variaram de 2 a 30 m de H. De modo geral, a maior parte dos indivíduos apresentou H entre 5 a 10 m em todas as idades sucessionais (Apêndice Figura S2i, S2j, S2k e S2l). Todas as distribuições de H de árvores adultas foram significativamente diferentes ($p < 0,05$). O DAP variou de 5 a 80 cm, e a maior frequência de indivíduos se concentrou em classes de 5 a 20 cm. Foi possível observar que, conforme o avanço sucessional, ocorreu um aumento no número de indivíduos que apresentavam classes maiores de DAP (Apêndice Figura S2m, S2n, S2o e S2p). A distribuição do DAP de árvores adultas foi significativamente diferente ($p < 0,05$) para todas as idades sucessionais, com exceção de 35-55 anos e >80 anos ($p < 0,05$). O VC variou de valores próximos de 0,01 a 1800 m³ para todas as idades sucessionais (Apêndice Figura S2q, S2r, S2s e S2t). A distribuição de VC só não foi significativamente diferente para as idades de 20-30 e 35-55 anos em relação a >80 anos ($p > 0,05$) (Apêndice Tabela S4).

Relações alométricas da comunidade em sucessão

Todas as relações alométricas variaram conforme a ontogenia e a idade sucessional (Figura 1, Tabela 1). A comunidade de jovens apresentou mudanças na relação alométrica $DAP \times H$ ao longo do gradiente sucessional. Conforme o avanço da sucessão, os jovens apresentaram um padrão de maior investimento em H para um mesmo investimento em diâmetro (Figura 1a, Tabela 1). Jovens em 7-17 anos apresentaram o menor investimento em altura em relação ao diâmetro quando comparado a jovens nas demais idades sucessionais (b

= 0,49; $a = 0,22$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,29$), e foram seguidos pela comunidade de jovens em 20-30 anos ($b = 0,69$; $a = 0,17$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,31$), em 35-55 anos ($b = 0,78$; $a = 0,14$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,36$); atingindo o maior investimento em >80 anos ($b = 1,01$; $a = -0,02$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,36$) (Tabela 1).

Ao contrário da comunidade jovem, as adultas não apresentaram investimento crescente em H para um mesmo DAP conforme o avanço sucessional. Adultas em 7-17 e 35-55, e 20-30 e >80 anos, não diferiram estatisticamente entre si ($p > 0,05$) (Apêndice Tabela S2). Os maiores investimentos em H quando considerado um mesmo DAP foram apresentados pelas comunidades em 7-17 ($b = 0,73$; $a = 0,16$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,29$) e 35-55 anos ($b = 0,73$; $a = 0,24$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,58$), enquanto um menor investimento foi exibido pelas comunidades em 20-30 ($b = 0,66$; $a = 0,33$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,51$) e >80 anos ($b = 0,67$; $a = 0,27$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,51$) (Tabela 1; Figura 1b). As relações com o VC diferiram de maneiras distintas quando considerados o DAP ou a H. Para a relação DAP \times VC foi observado que as comunidades de adultas em 7-17, 20-30 e 35-55 anos, não diferiram estatisticamente ($p > 0,05$), e apresentaram o maior investimento em VC para um mesmo valor de DAP (7-17 anos: $b = 1,84$; $a = -0,27$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,43$; 20-30 anos: $b = 1,92$; $a = -0,26$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,38$; 35-55 anos: $b = 1,89$; $a = -0,23$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,50$), quando comparadas a comunidade em >80 anos ($b = 1,63$; $a = 0,01$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,52$). Enquanto para a relação H \times VC, adultas em 7-17 anos apresentaram relação equivalente à comunidade em 30-50 e >80 anos ($p > 0,05$), apesar de que, entre si, a relação para as comunidades em idades mais avançadas foi significativamente diferente. O investimento em VC, considerando um mesmo valor de H, foi menor para as comunidades em 7-17, 30-50 e >80 anos DAP (7-17 anos: $b = 2,49$; $a = -0,68$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,29$; 20-30 anos: $b = 2,56$; $a = -0,86$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,45$; e 35-55 anos: $b = 2,42$; $a = -0,66$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,55$; respectivamente), e atingiu o maior valor para adultas em 20-30 anos ($b = 2,90$; $a = -1,23$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,30$) (Tabela 1; Figura 1c e 1d).

Relações alométricas das populações em sucessão

As análises alométricas de DAP, H e VC das populações de árvores adultas, de modo geral, apresentaram padrões diferentes daqueles observados para a comunidade. Para a relação DAP \times H só houve mudanças alométricas significativas para as populações de *A. glandulosa* e *C. obliqua*. Para ambas houve maiores investimentos em H considerando um mesmo valor de DAP em idade sucessional inicial. Dessa maneira, *A. glandulosa* atingiu maiores valores em 7-17 anos ($b = 0,71$; $a = 0,19$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,45$) e menores em 20-30 anos ($b = 0,44$; $a =$

0,59; $p < 0,05$; $r^2 = 0,59$), e o mesmo padrão foi observado para *C. obliqua* (7-17 anos: $b = 0,87$; $a = 0,16$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,59$; e 20-30 anos: $b = 0,65$; $a = 0,37$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,33$) (Tabela 2; Apêndice Tabela S3).

Para as relações envolvendo VC, os maiores investimentos ocorreram, de modo geral, na idade de 20-30 anos também. Para a relação DAP \times VC, apenas as populações de *C. obliqua* e *M. coriacea* apresentaram mudanças conforme o avanço sucessional. A população de *C. obliqua* apresentou os maiores investimentos em 7-17 ($b = 1,86$; $a = -0,18$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,19$) e 20-30 anos ($b = 2,19$; $a = -0,46$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,36$), que foram estatisticamente equivalentes, e o menor investimento em 30-50 anos ($b = 1,75$; $a = -0,29$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,59$). Enquanto para *M. coriacea*, a população em 7-7 anos apresentou menor investimento ($b = 1,91$; $a = -0,40$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,53$), em comparação a 20-30 anos ($b = 2,36$; $a = -0,92$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,30$) (Tabela 2; Apêndice Tabela S3). A relação alométrica H \times VC foi a que apresentou maior variação significativa entre as idades sucessionais para as populações consideradas, visto que sofreu mudança para *A. glandulosa*, *C. obliqua* e *M. coriacea*. A população de *A. glandulosa* apresentou menor investimento em VC quando considerado um mesmo valor de H em 7-17 anos ($b = 2,73$; $a = -0,67$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,74$) e maior investimento em 20-30 anos ($b = 4,68$; $a = -3,35$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,37$). Padrão observado para *C. obliqua* (7-17 anos: $b = 2,13$; $a = -0,53$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,31$; e 20-30: $b = 3,34$; $a = -1,71$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,40$), e *M. coriacea* (7-17 anos: $b = 2,93$; $a = -1,37$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,45$; e 20-30 anos: $b = 4,03$; $a = -2,73$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,40$). Apesar de não ter sido observada mudanças no investimento da relação H \times VC para *H. alchorneoides*, foi possível notar que VC da população em 7-17 e 20-30 anos é maior do que em 35-55 anos.

Discussão

Neste estudo, exploramos as relações alométricas de árvores tropicais em um gradiente sucessional para inferir sobre mudanças arquiteturais das populações e da comunidade em sucessão, considerando diferentes estádios ontogenéticos. Encontramos evidências de que as relações alométricas de DAB/DAP, H e VC em nível populacional e de comunidade variam conforme o estágio ontogenético e sucessional. Esse resultado sugere que a forma das plantas tem grande importância na estruturação e caracterização de diferentes estágios sucessionais nas florestas tropicais.

As diferenças de tolerância à sombra são consideradas as principais motivadoras das mudanças de alocação de recursos em partes do corpo da planta em relação a outras. Nesse

estudo, observamos o padrão sucessional em que, em sua maioria, espécies que compõem o início da sucessão são não tolerantes ao sombreamento, enquanto espécies tardias tendem a ser tolerantes (Apêndice Tabela S5). Apesar da área de sucessão inicial (7-17 anos) não apresentar um dossel bem formado, indivíduos pequenos já sofrem sombreamento de árvores adultas. Jovens em início de sucessão apresentaram o menor investimento em H quando considerado um mesmo diâmetro em toda a sucessão, indicando que, devido à intolerância à sombra, a comunidade jovem apresentou taxas de crescimento baixíssimas em ambientes sombreados (Walters and Reich 1997). O baixo investimento em altura também pode ser resultado de uma maior expansão lateral dos ramos e de área fotossinteticamente ativa (Grime 1977, Oliver and Larson 1996), visto que espécies desse período sucessional tendem a ter características mais plásticas a fim de maximizar a captura da luz no interior da floresta (Chazdon *et al.* 1996). Conforme o avanço sucessional, o aumento da cobertura do dossel, e a substituição de espécies intolerantes à sombra por espécies que suportam maior tolerância à sombra, a relação alométrica de jovens se modifica. Em idade avançada de sucessão, (>80 anos), jovens apresentaram o maior investimento em H quando considerado um mesmo DAB, corroborando com outros estudos que demonstraram que espécies tolerantes à sombra apresentam crescimento positivo mesmo em ambientes com pouca luz (Walters and Reich 1997). Além disso, indivíduos juvenis de espécies tolerantes à sombra tendem a sofrer menor efeito de mecanismos de DND (Lebrija-Trejos *et al.* 2016, Zhu *et al.* 2018), visto que são menos sensíveis à densidade de vizinhos coespecíficos quando comparados a juvenis de espécies intolerantes à sombra (Kobe and Vriesendorp 2011). Essa tendência de diminuição da mortalidade de juvenis em áreas de sucessão avançada pode aumentar a densidade desses indivíduos e promover interações de competição por luz, resultando no alongamento do caule. Apesar de tradicionalmente ambientes sombreados serem considerados altamente estressantes para plantas, fato que as mantém em baixas densidades, e por isso, a competição nesse estrato da floresta é tida como insignificante (Wright 1992, 2002), evidências recentes indicam a existência de interações de competição entre juvenis no sub-bosque de florestas tropicais (Svenning *et al.* 2008). Essa evidência está associada a traços funcionais relacionados aos primeiros estádios de vida dessas espécies, como a tendência a ter sementes grandes, fato que garante maiores reservas de armazenamento, maiores taxas de crescimento absoluto, rápida maturação (ex.: desenvolvimento da parede celular) (Lebrija-Trejos *et al.* 2016), e pouca dependência de parceiros fúngicos para germinar e se estabelecer no ambiente (McCarthy-Neumann & Kobe 2008), aspecto que pode permitir maior resistência à penetração de microrganismos patogênicos (Lebrija-Trejos *et al.* 2016).

Ao contrário do padrão contínuo de aumento de H quando considerado um mesmo diâmetro observado para a comunidade jovem, as adultas apresentaram aumento da relação $H \times DAP$ em áreas de 7-17 e 35-55 anos, quando comparadas as demais idades sucessionais. Além desta, a relação $DAP \times VC$ e $H \times VC$ para adultas destas idades também foram estatisticamente iguais, apesar da comunidade em 7-17 anos ser dominada por espécies não tolerantes, em 35-55 anos, haver maior igualdade de adultas tolerantes e não tolerantes à sombra na comunidade (Apêndice Tabela S5). A comunidade em 7-17 anos era composta predominantemente por espécies intolerantes à sombra, e o grande investimento em H em relação a demais partes do corpo para árvores adultas é uma tendência nesse grupo de plantas, uma vez que essas árvores tendem a crescer rapidamente a fim de expor a copa e órgãos reprodutivos a regiões mais iluminadas (Montgomery and Chazdon 2001, Chazdon 2012). Entretanto, em nível populacional, esse padrão foi observado tanto em espécie não tolerante, como *A. glandulosa*, como para tolerantes, como *C. obliqua*. Adultas em 7-17 anos também apresentaram. Além do investimento em H, a comunidade em 7-17 anos apresentou alto investimento em VC quando considerado um mesmo DAP, características que indicam investimento máximo para a interceptação da luz, mesmo que isso aumente a tensão mecânica no tronco e a probabilidade de danos que levem a própria morte (Alvarez-Buylla *et al.* 1992). Apresentando o mesmo padrão alométrico, a comunidade em 35-55 anos se diferencia da comunidade em sucessão inicial por possuir um dossel bem formado, maior abundância de indivíduos, e proporção mais equivalente de espécies tolerantes e não tolerantes à sombra (Apêndice Tabela S5). A maior abundância de indivíduos torna a competição por luz (Oliver and Larson 1996, Lines *et al.* 2012, Bartels *et al.* 2016) e espaço (Hajek *et al.* 2015), mais acirrada em períodos sucessionais intermediários. A competição pelo recurso luminoso favorece a alocação de recursos no alongamento do caule (Montgomery and Chazdon 2001, Osunkoya *et al.* 2007; Bohlman and Pacala 2012, Chanthorn *et al.* 2017), pois com esta estratégia a árvore eleva tecidos fotossintéticos acima dos seus vizinhos (Jiang *et al.* 2016). Além disso, este período sucessional é caracterizado pelo aumento da mortalidade de espécies de dossel e, consequentemente, o aumento da heterogeneidade de luz devido à formação de clareiras (Chazdon 2012). Grandes clareiras alteram a quantidade de luz, umidade e temperatura no sub-bosque por anos e até décadas (Molino *et al.* 2001). Devido à intensa quantidade de luz das clareiras, altas taxas de crescimento são registradas (Hunter *et al.* 2015) e aumentam a probabilidade de regeneração de espécies intolerantes à sombra (Yanamoto 2000), pois as sementes de muitas espécies são capazes de ficar dormentes por anos no solo da floresta (Vázquez-Yanes and Orozco-Segovia 1993). Essas espécies também podem

contribuir para o maior investimento em H observado para a comunidade, visto suas características de rápido crescimento (Yanamoto 2000). Além disso, a permeabilidade da luz também pode aumentar devido à queda de pequenas árvores e galhos (Molino *et al.* 2001).

Diferente das demais comunidades, as adultas em 20-30 apresentaram altos investimentos em VC em relação a H e DAP. A comunidade desse período sucessional ainda é dominada por espécies não tolerantes à sombra (Apêndice Tabela S5), e foi caracterizada pelo fechamento do dossel (Chazdon 2012). Nessa idade, árvores adultas de crescimento rápido já atingiram altura suficiente para investir maior quantidade de recursos em área fotossintética, como observado pelo aumento do volume da copa. A potencialização fotossintética pode estar relacionada a necessidade de alocação de recursos para a reprodução (Montgomery and Chazdon 2001). Padrões das populações reforçam o observado na comunidade, já que a relação $H \times VC$ de *A. glandulosa*, *C. obliqua* e *M. coriacea* demonstraram alto investimento em VC em 20-30 anos.

Por fim, na idade sucessional avançada, >80 anos, a comunidade de adultas apresentou os menores investimento em H e VC em relação ao DAP, e de VC em relação a H, em contrapartida, nesse período as árvores apresentaram o maior investimento em DAP. A área sucessional avançada tendeu a ser dominada por espécies tolerantes à sombra (Apêndice Tabela S5), essas espécies apresentam estratégias de vida em longo prazo, em detrimento do rápido crescimento em H (Grime 1979). Maior investimento do DAP, alta densidade da madeira (Rüger *et al.* 2012), melhores mecanismos de defesa contra patógenos e herbívoros, e folhas de maior durabilidade (Kitajima & Poorter 2010) são algumas das características que garantem a sobrevivência por longos períodos de tempo, visto que, diminuí a probabilidade da árvore sofrer danos mecânicos.

Conclusão

Nesse estudo, analisamos como relações alométricas da comunidade e das populações de árvores tropicais variam no tempo ao longo da ontogenia dos indivíduos e do gradiente sucessional. Os resultados indicam que mudanças ambientais e de relações bióticas, em conjunto com características intrínsecas das espécies mais abundantes em cada idade sucessional, contribuem para a mudança das relações alométricas ao longo do tempo. Variações da relação alométrica entre diâmetro e H de árvores adultas e jovens indicam que mudanças de nicho ontogenético promovem diferentes estratégias de crescimento, e consequentemente, alteram a estruturação da comunidade em sucessão.

Referências

- Aide TM, Grau HR (2004) Globalization, migration, and Latin American ecosystems. *Science* 305:1915-1916.
- Alvarez-Buulla E, Martinez-Ramos M (1992) Demography and Allometry of *Cecropia Obtusifolia*, a Neotropical Pioneer Tree - An Evaluation of the Climax-Pioneer Paradigm for Tropical Rain Forests. *The Journal of Ecology* 80:275-290.
- Antin C, Pélissier R, Vicent G, Couteron P (2013) Crown allometries are less responsive than stem allometry to tree size and habitat variations in an Indian monsoon forest. *Trees* 27:1485-1495.
- Archbald S, Bond WJ (2003) Growing tall vs growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia Karroo* in forest, savanna, and arid environments. *OIKOS* 102:3-14.
- Arnold TB, Emerson JW (2013) Discrete Goodness-of-Fit Tests. Package “dgof”. Version 1.2.
- Bartusková A, Dolezal J, Janecek S, Lanta V, Klimesová J (2015) Changes in biomass allocation in species rich meadow after abandonment: Ecological strategy or allometry?. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17:379–387.
- Blanchard E, Birnbaum P, Ibanez T, Boutreux T, Antin C, Ploton P, Vicent G, Pouteau R, Vandrot H, Hequet V, Barbier N, Droissart V, Sonké B, Texier N, Kamdem NG, Zebaze D, Libalah M, Couteron P (2016) Contrasted allometries between stem diameter, crown area, and tree height in five tropical biogeographic areas. *Trees*, p. 1-16.
- Bohlman S, Pacala S (2012) A forest structure model that determines crown layers and partitions growth and mortality rates for landscape-scale applications of tropical forests. *J Ecol* 100:508–518.
- Cardoso FCG, Zwiener VP, Marques MCM (2019) Tree phenology along a successional gradient of tropical Atlantic Forest. *Journal of Plant Ecology* 12:272-280.
- Chazdon R, Pearcy R, Lee D, Fetcher N (1996) Photosynthetic Responses of Tropical Forest Plants to Contrasting Light Environments. In: Mulkey S, Chazdon RL, Smith AP (eds). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, 686 p, New York.
- Chazdon RL, Finegan B, Capers RS, Salgado-Negret B, Casanoves F, Boukill V, Norden N (2010) Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 42:31-40.
- Chazdon RL (2012) Regeneração de florestas tropicais. *Boletim do Museu Paranaense Emílio Goeldi. Ciências Naturais* 7:195-218.
- Cramer VA, Hobbs RJ, Standish RJ (2008) What’s new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology & Evolution* 23:104-112.
- Day ME, Greenwood MS (2011) Regulation of Ontogeny in Temperate Conifers. In: Meinzer F. C., Lachenbruch B., Dawson T. E.. *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*. Springer, New Work.
- De Ross AM, Leonardsson K, Persson L, Mittelbach GG (2002) Ontogenetic Niche Shifts And Flexible Behavior In size-Structured Populations. *Ecological Monographs* 72:271-292.
- Denslow JS, Guzman GS (2000) Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science* 11:201—212.
- Domec JC, Lachenbruch B, Meinzer FC, Woodruff DR, Warren JM, McCulloh KA (2008) Maximum height in a conifer is associated with conflicting requirements for xylem design. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*.

- Feldpausch T, Banin L, Philips O, Baker TR, Lewis SL, Quesada CA, Affum-Baffoe K, Arets EJMM, Berry NJ, Bird M *et al.* (2011) Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences* 8:1081-1106.
- Ferretti AR, Britez RM (2005) A restauração da Floresta Atlântica no litoral do Estado do Paraná, os trabalhos da SPVS. In: Galvão A. P. M, Porfírio-da-Silva V. (eds) *Restauração Florestal, fundamentos e estudos de caso*. Embrapa Florestas, Colombo, pp 87-102.
- Grime P (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111:1169-1194.
- Grime JP (1979) *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester, UK.
- Grubb PJ (1998) A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1:3–31
- Hajek P, Seidel D, Leuschner C (2015) Mechanical abrasion, and not competition for light, is the dominante canopy interaction in a temperate mixed forest. *Forest Ecology and Management* 348:108-116.
- Heineman KD, Jensen E, Shapland A, Bogenrief B, Tan S, Rebarber R, Russo SE (2011) The effects of belowground resources on aboveground allometric growth in Bornean tree species. *Forest Ecology and Management* 261:1820–1832.
- Hosonuma N, Herold M, de Sy V, de Fried RS, Brockhaus M, Verchit L, Angelsen A, Romijn E (2012) Na assessment of deforestation and forest degradation drivers in developing countries. *Environmental Research Letters* 7: 044009.
- Huston M, Smith T (1987) Plant succession: history and competition. *American Naturalist* 130:168-198.
- Hunter M, Keller M, Morton D, Cook B, Lefsky M, Ducey M, Saleska S, Oliveira Jr R C, Schiatti J (2015) Structural Dynamics of Tropical Moist Forest Gaps. *Plos One* 1-19.
- Jiang L, Ye M, Zhu S, Zhai Y, Huang M, Wu R (2016) Computational identification of genes modulating stem height–diameter allometry. *Plant Biotechnology Journal* 14: 2254-2264.
- Kauano ÉE, Cardoso FCG, Torezan JMD, Marques MCM (2014) Micro- and meso-scale factors affect the restoration of Atlantic Forest. *Natureza & Conservação* 11:145-151.
- Kennard D (2002) Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 18:53-66.
- King DA (1996) Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* 12:25–44.
- King DA, Davies SJ, Noor NSMd (2006) Growth and mortality are related to adult tree size in a Malaysian mixed dipterocarp forest. *Forest Ecology and Management* 223:152-158.
- Kitajima K, Mulkey SS, Wright SJ (2005) Variation in crown light utilization characteristics among tropical canopy trees. *Annals of Botany* 95:535–547.
- Kitajima K, Poorter L (2008) Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees. In: Carson W. P. & Schnitzer S. A. (eds.). *Tropical Forest Community Ecology*, Blackweel Science, p. 160-181.
- Kobe RK, Vriesendorp CF (2011) Conspecific density dependence in seedlings varies with species shade tolerance in a wet tropical forest. *Ecology Letters* 14:503–510.
- Lebrija-Trejos E, Reich PB, Hernández A, Wright SJ (2016) Species with greater seed mass are more tolerant of conspecific neighbours: a key driver of early survival and future abundances in a tropical forest. *Ecology Letters* 19:1071-1080.
- Levine JM, HilleRisLambers J (2009) The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Natura* 461:254-258.
- Lewis SL, Edwards LP, Galbraith D (2015) Increasing human dominance of tropical forests. *Science* 349: 827–832.

- Lida Y, Kohyama TS, Kubo T, Kassim AR, Poorter L, Sterck F, Potts MD (2011) Tree architecture and life-history strategies across 200 co-occurring tropical tree species. *Functional Ecology* 25:1260-1268.
- Lines ER, Zavala MA, Purves DW, Coomes DA (2012) Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. *Global Ecology and Biogeography*, v. 21, p. 1017-1028.
- Liebsch D, Marques MCM, Goldenberg R (2008) How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. *Biological Conservation* 141:1717-1725.
- Macdicken KG, Wolf GV, Briscoe CB (1991) *Standard Research Methods for Multipurpose Trees and Shrubs*.
- Marques MCM, Marques VP, Zwiener FM, Borgo M, Marques R (2014) Forest structure and species composition along a successional gradient of Lowland Atlantic Forest in Southern Brazil. *Biota Neotropica* 14:1-11.
- McCarthy-Neumann S, Kobe RK (2008) Tolerance of soil pathogens co-varies with shade tolerance across species of tropical tree seedlings. *Ecology* 89:1883–1892
- McMagon T (1973) Size and shape in biology. *Science* 179:1201-1204.
- Molino J, Sabatier D (2001) Tree Diversity in Tropical Rain Forests: A Validation of the Intermediate Disturbance Hypothesis. *Science* 294:1702-104.
- Montgomery RA, Chazdon R (2001) Forest Structure, Canopy Architecture, and Light Transmittance in Tropical Wet Forests. *Ecology* 82:2707-2718.
- Nakazawa T (2015) Ontogenetic niche shifts matter in community ecology: a review and future perspectives. *Population Ecology* 57:347-354.
- Niklas KJ (1994) *Plant allometry: the scaling of form and process*. The University of Chicago Press. Chicago.
- O'Brien ST, Hubbell SP, Spiro P, Condit R, Foster RB (1995) Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* 76:1926-1939.
- Odum EP (1969) The Strategy of Ecosystem Development. An understanding of ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature. *Science* 164:262-270.
- Oliver CD, Larson BC (1990) *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill, New York, 467 p.
- Osland MJ, Day RH, Larriviere JC, From AS (2014) Aboveground Allometric Models for Freeze-Affected Black Mangroves (*Avicennia germinans*): Equations for a Climate Sensitive Mangrove-Marsh Ecotone. *Plos One* 9:e99604.
- Osunkoya OO, Omar-Ali K, Amit N, Dayan J, Daud DS, Sheng TK (2007) Comparative height-crown allometry and mechanical design in 22 tree species of Kuala Belalong rainforest, Brunei, Borneo. *American Journal of Botany* 94:1951–1962.
- Paterno G, Siqueira Filho J, Ganade G (2016) Species-specific facilitation, ontogenetic shifts and consequences for plant community succession. *Journal of Vegetation Science* 27:606-615.
- Poorter L, Nagel O (2000) The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27:595–607.
- Poorter L, Bongers F, Sterck FJ, Wöll H (2003) Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology* 83:602-608.
- Poorter L, Bongers F, Sterck FJ, Wöll H (2005) Beyond the regeneration phase: differentiation of height– light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology* 93:256-267.
- Pretzsch H (2014) Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management* 327:251–264.

- Sendall KM, Lusk CH, Reich PB (2016) Trade-offs in juvenile growth potential vs. shade tolerance among subtropical rain forest trees on soils of contrasting fertility. *Functional Ecology* 30:845-855.
- Shukla RP, Ramakrishnan PS (1986) Architecture and Growth Strategies of Tropical Trees in Relation to Successional Status. *British Ecological Society* 74:33-46.
- Sloan S, Goosem M, Laurance SG (2015) Tropical forest regeneration following land abandonment is driven by primary rainforest distribution in an old pastoral region. *Landscape Ecology* 31:601-618.
- SPVS – Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem. Revisão dos Planos de Manejo das Reservas Naturais Morro da Mina, Rio Cachoeira e Serra Itaqui – Paraná. 2012.
- Sterck FJ, Bongers F (1998) Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 85:266-272.
- Svenning J, Fabbro T, Wright SJ (2008). Seedling interactions in a tropical forest in Panama. *Oecologia* 155:143–150.
- Swanson ME, Franklin JF., Beschta RL, Crisafulli CM, DellaSala DA, Hutto RL, Lindenmayer DB, Swanson FJ (2011) The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9:117–125.
- Tilman D (1988) *Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton.
- Vázquez-Yanes C, Orozco-Segovia A (1993) Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 24:69–87.
- Vitousek PM, Fahey T, Johnson DW, Swift MJ (1988) Element interactions in forest ecosystems: succession, allometry and input-output budgets. *Biogeochemistry* 5:7-34.
- Walters MB, Reich PB (1997) Growth of *Acer saccharum* seedlings in deeply shaded understories of northern Wisconsin: effects of nitrogen and water availability. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 237–247
- Warton DI, Duursma RA., Falster DS, Taskinen S (2012) SMATR 3 – an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 257-259.
- Warton D. I., Duursma R. A., Falster D. S. *et al.* (2018) (Standardised) Major Axis Estimation and Testing Routines. Package “smatr”. Version 3.4-8.
- Weiner J, Thomas SC (1992) Competition and allometry in three species of annual plants. *Ecology* 73:648-656.
- Whittaker RH (1953) A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological monographs* 23: 41-78.
- Wright SJ (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1–14.
- Wright SJ, Muller-Landau HC, Condit R, Hubbell SP (2003) Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84:3174e3185.
- Wright SJ, Muller-Landau HC, Calderón O, Hernández A (2005) Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a Neotropical forest. *Ecology* 86:848–886.
- Zhu Y, Queenborough SA, Condit R *et al.* 2018. Density-dependent survival varies with species life-history strategy in a tropical forest. *Ecology Letters* 21:506-515.

Tabela 1. Coeficientes das relações alométricas para cada grupo de idade sucessional. DAP = diâmetro a altura do peito; DAB = diâmetro a altura da base; H = altura total; VC = volume da copa. Letras diferentes mostram as diferenças na inclinação das retas entre as idades sucessionais para cada relação alométrica. b = Coeficiente angular da reta. a = Intercepto da reta.

| Ontogenia | Relação alométrica | Idade sucessional | b | a | p | r ² |
|-----------|--------------------|-------------------|------|-------|-------|----------------|
| Jovem | DAB × H | 7-17 | 0,49 | 0,22 | <0,05 | 0,29 |
| | | 20-30 | 0,69 | 0,17 | <0,05 | 0,31 |
| | | 35-55 | 0,78 | 0,14 | <0,05 | 0,36 |
| | | >80 | 1,01 | -0,02 | <0,05 | 0,36 |
| Adulto | DAP × H | 7-17 | 0,73 | 0,16 | <0,05 | 0,29 |
| | | 20-30 | 0,66 | 0,33 | <0,05 | 0,51 |
| | | 35-55 | 0,73 | 0,24 | <0,05 | 0,58 |
| | | >80 | 0,67 | 0,27 | <0,05 | 0,51 |
| | DAP × VC | 7-17 | 1,84 | -0,27 | <0,05 | 0,43 |
| | | 20-30 | 1,92 | -0,26 | <0,05 | 0,38 |
| | | 35-55 | 1,89 | -0,23 | <0,05 | 0,50 |
| | | >80 | 1,63 | 0,01 | <0,05 | 0,52 |
| | H × VC | 7-17 | 2,49 | -0,68 | <0,05 | 0,29 |
| | | 20-30 | 2,90 | -1,23 | <0,05 | 0,30 |
| | | 35-55 | 2,56 | -0,86 | <0,05 | 0,45 |
| | | >80 | 2,42 | -0,66 | <0,05 | 0,55 |

Tabela 2. Coeficientes das relações alométricas (p e r^2) dos indivíduos adultos para cada espécie em cada grupo de idade sucessional. DAP = diâmetro a altura do peito; H = altura total; VC = volume da copa; N = número de indivíduos. b = Coeficiente angular da reta. a = Intercepto da reta.

| Espécie | Relação alométrica | 7-17 anos | | | | | 20-30 anos | | | | | 35-55 anos | | | | |
|-------------------------|-----------------------|-----------|-------|-------|----------------|------|------------|-------|----------------|------|-------|------------|----------------|--|--|--|
| | | b | a | p | r ² | b | a | p | r ² | b | a | p | r ² | | | |
| <i>A. glandulosa</i> | DAP × H | 0,71 | 0,19 | <0,05 | 0,45 | 0,44 | 0,59 | <0,05 | 0,59 | - | - | - | - | | | |
| <i>C. obliqua</i> | | 0,87 | 0,16 | <0,05 | 0,14 | 0,65 | 0,37 | <0,05 | 0,33 | 0,68 | 0,31 | <0,05 | 0,33 | | | |
| <i>H. alchorneoides</i> | | 0,68 | 0,29 | <0,05 | 0,56 | 0,62 | 0,39 | <0,05 | 0,35 | 0,68 | 0,31 | <0,05 | 0,71 | | | |
| <i>M. coriaceae</i> | | 0,65 | 0,32 | <0,05 | 0,57 | 0,58 | 0,44 | <0,05 | 0,53 | - | - | - | - | | | |
| <i>P. glabrata</i> | | 0,65 | 0,26 | >0,05 | 0,05 | 0,60 | 0,41 | <0,05 | 0,51 | 0,62 | 0,40 | <0,05 | 0,62 | | | |
| <i>A. glandulosa</i> | DAP × VC | 1,95 | -0,14 | <0,05 | 0,78 | 2,07 | -0,46 | <0,05 | 0,53 | - | - | - | - | | | |
| <i>C. obliqua</i> | | 1,86 | -0,18 | <0,05 | 0,19 | 2,19 | -0,46 | <0,05 | 0,36 | 1,75 | -0,29 | <0,05 | 0,59 | | | |
| <i>H. alchorneoides</i> | | 1,89 | -0,02 | <0,05 | 0,43 | 2,17 | -0,33 | <0,05 | 0,39 | 2,59 | -1,22 | >0,05 | 0,14 | | | |
| <i>M. coriaceae</i> | | 1,91 | -0,40 | <0,05 | 0,53 | 2,36 | -0,92 | <0,05 | 0,30 | - | - | - | - | | | |
| <i>P. glabrata</i> | | 2,14 | -0,52 | <0,05 | 0,31 | 1,99 | -0,40 | <0,05 | 0,43 | 1,89 | -0,29 | <0,05 | 0,41 | | | |
| <i>A. glandulosa</i> | H × VC | 2,73 | -0,67 | <0,05 | 0,74 | 4,68 | -3,35 | <0,05 | 0,37 | - | - | - | - | | | |
| <i>C. obliqua</i> | | 2,13 | -0,53 | <0,05 | 0,31 | 3,34 | -1,71 | <0,05 | 0,40 | 2,56 | -1,09 | <0,05 | 0,50 | | | |
| <i>H. alchorneoides</i> | | 2,78 | -0,85 | <0,05 | 0,29 | 3,48 | -1,72 | <0,05 | 0,37 | 3,76 | -2,41 | <0,05 | 0,20 | | | |
| <i>M. coriaceae</i> | | 2,93 | -1,37 | <0,05 | 0,45 | 4,03 | -2,73 | <0,05 | 0,40 | - | - | - | - | | | |
| <i>P. glabrata</i> | | 3,27 | -1,39 | <0,05 | 0,25 | 3,27 | -1,74 | <0,05 | 0,31 | 3,00 | -1,51 | <0,05 | 0,34 | | | |

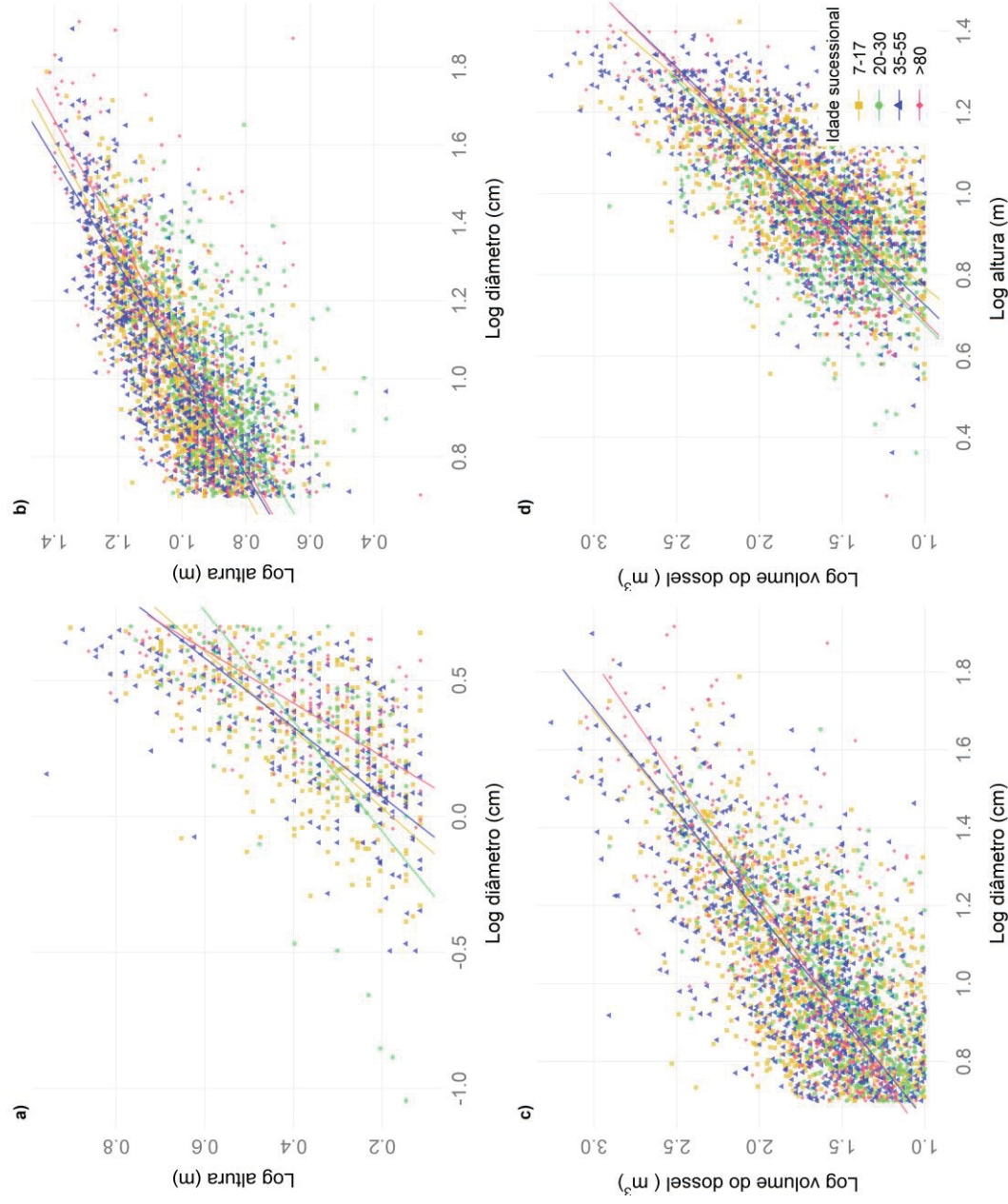


Figura 1. Relações alométricas da comunidade ao longo do gradiente sucessional. **a).** Relação alométrica $DAB \times H$ de adultos. **b)** Relação alométrica $DAP \times H$ de juvenis. **c)** Relação alométrica $DAP \times VC$ de adultos. **d)** Relação alométrica $H \times VC$ de adultos. DAP = diâmetro a altura do peito; DAB = diâmetro a altura a base; H = altura; VC = volume da copa.

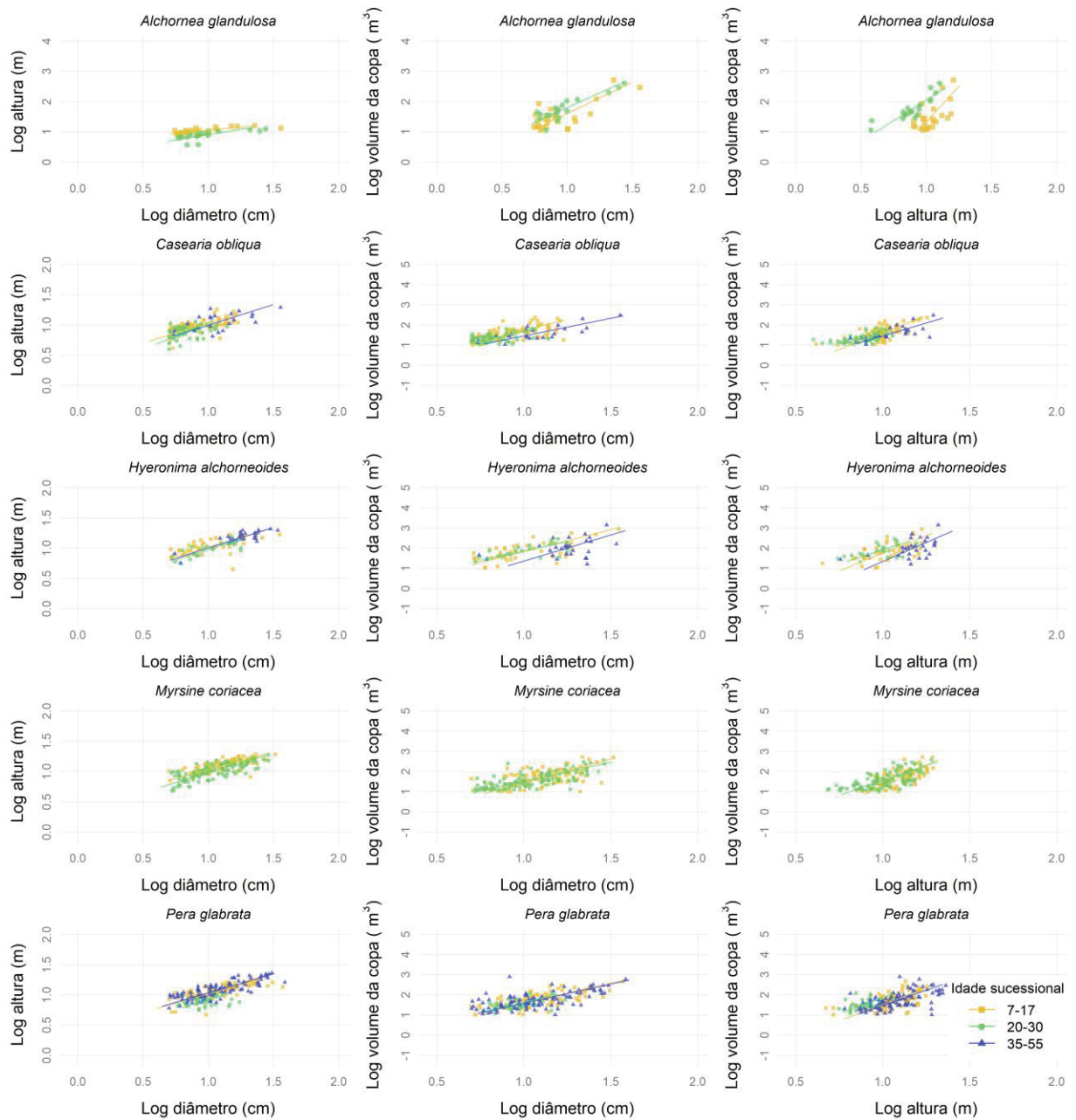


Figura 2. Relações alométricas das populações de árvores adultas ao longo do gradiente sucessional. a) DAP \times H da população *A. glandulosa*. b) DAB \times H da população *A. glandulosa*. c) DAP \times VC da população *A. glandulosa*. d) DAP \times H da população *C. obliqua*. e) DAB \times H da população *C. obliqua*. f) DAP \times VC da população *C. obliqua*. g) DAP \times H da população *H. alchorneoides*. h) DAB \times H da população *H. alchorneoides*. i) DAP \times VC da população *H. alchorneoides*. j) DAP \times H da população *M. coriacea*. k) DAB \times H da população *M. coriacea*. l) DAP \times VC da população *M. coriacea*. m) DAP \times H da população *P. glabrata*. n) DAB \times H da população *P. glabrata*. o) DAP \times VC da população *P. glabrata*.

Material Suplementar**Tabela S1.** Número de indivíduos adultos e jovens por idade sucessional.

| Ontogenia | Idade sucessional | | | | Total |
|-----------|-------------------|------------|------------|----------|-------|
| | 7-17 anos | 20-30 anos | 35-55 anos | >80 anos | |
| Adultos | 589 | 994 | 855 | 450 | 2885 |
| Jovens | 119 | 304 | 258 | 143 | 821 |

Tabela S2. Correlações de Pearson (r) das inclinações das retas das comunidades ao longo do gradiente sucessional. DAP = diâmetro a altura do peito; DAB = diâmetro a altura da base; H = altura total; VC = volume da copa, GL = grau de liberdade. b = Coeficiente angular da reta. a = Intercepto da reta.

| Ontogenia | Relação alométrica | Idades sucessionais | b | | | a | | |
|-----------|-----------------------|------------------------|-------|-------|-----|-------|-------|-----|
| | | | p | r | GL | p | t | GL |
| Jovem | DAB × H | 7-17 × 20-30 | <0,05 | -0,37 | 116 | <0,05 | 3,04 | 116 |
| | | 7-17 × 35-55 | <0,05 | -0,49 | 116 | <0,05 | 4,62 | 116 |
| | | 7-17 × 80 | <0,05 | -0,68 | 116 | <0,05 | 10,94 | 116 |
| | | 20-30 × 35-55 | <0,05 | -0,13 | 301 | <0,05 | 2,88 | 301 |
| | | 20-30 × >80 | <0,05 | -0,41 | 301 | <0,05 | 11,78 | 301 |
| | | 35-55 × >80 | <0,05 | -0,30 | 255 | <0,05 | 7,69 | 255 |
| Adulto | DAP × H | 7-17 × 20-30 | <0,05 | 0,13 | 586 | <0,05 | -6,29 | 586 |
| | | 7-17 × 35-55 | >0,05 | 0,01 | 586 | <0,05 | -3,98 | 586 |
| | | 7-17 × >80 | <0,05 | 0,11 | 586 | <0,05 | -3,98 | 586 |
| | | 20-30 × 35-55 | <0,05 | -0,13 | 991 | <0,05 | 4,16 | 991 |
| | | 20-30 × >80 | >0,05 | -0,01 | 991 | <0,05 | 4,16 | 991 |
| | | 35-55 × >80 | <0,05 | 0,14 | 852 | >0,05 | -1,43 | 852 |
| | DAP × VC | 7-17 × 20-30 | >0,05 | -0,05 | 586 | >0,05 | -0,20 | 586 |
| | | 7-17 × 35-55 | >0,05 | -0,03 | 586 | >0,05 | -0,72 | 586 |
| | | 7-17 × >80 | <0,05 | 0,16 | 586 | <0,05 | -4,87 | 586 |
| | | 20-30 × 35-55 | >0,05 | 0,02 | 991 | >0,05 | -0,69 | 991 |
| | | 20-30 × >80 | <0,05 | 0,20 | 991 | <0,05 | -5,45 | 991 |
| | | 35-55 × >80 | <0,05 | 0,20 | 852 | <0,05 | -4,87 | 852 |
| | H × VC | 7-17 × 20-30 | <0,05 | -0,17 | 586 | >0,05 | 6,88 | 586 |
| | | 7-17 × 35-55 | >0,05 | -0,03 | 586 | <0,05 | 2,18 | 586 |
| | | 7-17 × >80 | >0,05 | 0,03 | 586 | >0,05 | -0,35 | 586 |
| | | 20-30 × 35-55 | <0,05 | 0,15 | 991 | <0,05 | -4,77 | 991 |
| | | 20-30 × >80 | <0,05 | 0,21 | 991 | <0,05 | -7,31 | 991 |
| | | 35-55 × >80 | <0,05 | 0,07 | 852 | <0,05 | -2,96 | 852 |

Tabela S3. Correlações de Pearson (r) das inclinações das retas das populações considerando apenas indivíduos adultos, ao longo do gradiente sucessional. DAP = diâmetro a altura do peito; H = altura total; VC = volume da copa; GL = grau de liberdade. b = Coeficiente angular da reta. a = Intercepto da reta.

| População | Relação alométrica | 7-17 anos | | | | | | 7-17 anos x 20-30 anos | | | | | | 20-30 anos x 35-55 anos | | | | | |
|-------------------------|-----------------------|------------|-------|-------|------------|---|-------|------------------------------|-------|-------|------------|-------|-------|-------------------------------|-------|---|------------|-------|----|
| | | 20-30 anos | | | 35-55 anos | | | 35-55 anos | | | 35-55 anos | | | 35-55 anos | | | 35-55 anos | | |
| | | b | r | p | t | a | b | p | r | t | a | b | p | r | t | a | b | p | GL |
| <i>A. glandulosa</i> | | <0,05 | 0,56 | <0,05 | -3,09 | | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 17 |
| <i>C. obliqua</i> | | <0,05 | 0,30 | <0,05 | -2,26 | | <0,05 | >0,05 | 0,26 | -1,60 | | >0,05 | >0,05 | -0,04 | 0,28 | | >0,05 | >0,05 | 75 |
| <i>H. alchorneoides</i> | DAP x H | >0,05 | 0,14 | >0,05 | -0,92 | | >0,05 | >0,05 | 0,003 | -0,14 | | >0,05 | >0,05 | -0,10 | 1,04 | | >0,05 | >0,05 | 38 |
| <i>M. coriaceae</i> | | >0,05 | 0,18 | >0,05 | -1,42 | | - | - | - | - | | - | - | - | - | | - | - | 20 |
| <i>P. glabrata</i> | | >0,05 | 0,08 | >0,05 | -1,41 | | >0,05 | >0,05 | 0,05 | -1,31 | | >0,05 | >0,05 | -0,02 | -0,19 | | >0,05 | >0,05 | 78 |
| <i>A. glandulosa</i> | | >0,05 | -0,12 | >0,05 | 1,41 | | - | - | - | - | | - | - | - | - | | - | - | 17 |
| <i>C. obliqua</i> | | >0,05 | -0,28 | >0,05 | 1,47 | | >0,05 | >0,05 | 0,12 | 0,56 | | >0,05 | <0,05 | 0,42 | -0,90 | | >0,05 | >0,05 | 75 |
| <i>H. alchorneoides</i> | DAP x VC | >0,05 | -0,17 | >0,05 | 0,93 | | >0,05 | <0,05 | -0,38 | 3,7 | | >0,05 | >0,05 | -0,22 | 3,10 | | <0,05 | <0,05 | 38 |
| <i>M. coriaceae</i> | | <0,05 | -0,29 | <0,05 | 2,76 | | - | - | - | - | | - | - | - | - | | - | - | 20 |
| <i>P. glabrata</i> | | >0,05 | 0,11 | >0,05 | -0,44 | | >0,05 | >0,05 | 0,27 | -0,83 | | >0,05 | >0,05 | 0,18 | -0,59 | | >0,05 | >0,05 | 78 |
| <i>A. glandulosa</i> | | <0,05 | -0,74 | <0,05 | 8,80 | | - | - | - | - | | - | - | - | - | | - | - | 17 |
| <i>C. obliqua</i> | | <0,05 | -0,48 | <0,05 | 8,14 | | >0,05 | <0,05 | -0,21 | 4,83 | | >0,05 | <0,05 | 0,32 | 3,24 | | <0,05 | <0,05 | 75 |
| <i>H. alchorneoides</i> | H x VC | >0,05 | -0,25 | >0,05 | 1,69 | | >0,05 | <0,05 | -0,34 | 3,03 | | >0,05 | >0,05 | -0,09 | 1,47 | | >0,05 | >0,05 | 38 |
| <i>M. coriaceae</i> | | <0,05 | -0,52 | <0,05 | 3,65 | | - | - | - | - | | - | - | - | - | | - | - | 20 |
| <i>P. glabrata</i> | | >0,05 | 0,003 | >0,05 | 0,81 | | >0,05 | >0,05 | 0,10 | 0,26 | | >0,05 | >0,05 | 0,10 | -0,71 | | >0,05 | >0,05 | 78 |

Tabela S4. Comparação das distribuições de DAB/DAP, H e VC da comunidade de jovens e adultas ao longo do gradiente sucessional, feita por teste de Kolmogorov-smirnov. D = estatística D Kolmogorov-smirnov; DAB = diâmetro à altura da base; DAP = diâmetro à altura do peito; H = altura total; VC = volume da copa.

| | 7-17 anos | | 7-17 anos | | 7-17 anos | | 20-30 anos | | 20-30 anos | | 20-30 anos | | 35-55 anos | | 35-55 anos | |
|--------|-----------|------|-----------|------|-----------|-------|------------|-------|------------|-------|------------|-------|------------|-------|------------|-------|
| | x | | x | | x | | x | | x | | x | | x | | x | |
| | D | p | D | p | D | p | D | p | D | p | D | p | D | p | D | p |
| Jovem | H | 0,08 | >0,05 | 0,18 | <0,05 | >0,05 | 0,06 | >0,05 | 0,09 | >0,05 | 0,08 | >0,05 | 0,13 | >0,05 | 0,13 | >0,05 |
| | DAB | 0,13 | >0,05 | 0,14 | >0,05 | >0,05 | 0,16 | >0,05 | 0,04 | >0,05 | 0,25 | <0,05 | 0,25 | <0,05 | 0,25 | <0,05 |
| Adulto | H | 0,34 | <0,05 | 0,33 | <0,05 | <0,05 | 0,23 | <0,05 | 0,11 | <0,05 | 0,15 | <0,05 | 0,12 | <0,05 | 0,12 | <0,05 |
| | DAP | 0,10 | <0,05 | 0,14 | <0,05 | <0,05 | 0,13 | <0,05 | 0,07 | <0,05 | 0,08 | <0,05 | 0,07 | <0,05 | 0,07 | >0,05 |
| | VC | 0,22 | <0,05 | 0,21 | <0,05 | <0,05 | 0,17 | <0,05 | 0,07 | <0,05 | 0,06 | >0,05 | 0,07 | >0,05 | 0,07 | >0,05 |

Tabela S5. Espécies registradas da Floresta Ombrófila Densa nos diferentes estádios sucessionais, e com o respectivo grupo ecológico ao qual pertencem (NT – não tolerante à sombra; T – tolerante à sombra).

| Família | Espécie | 7-17 anos | 20-30 anos | 35-55 anos | <80 anos | Grupo ecológico |
|------------------|---|-----------|------------|------------|----------|-----------------|
| Anacardiaceae | <i>Tapirira guianensis</i> Aubl. | | × | × | × | NT |
| Annonaceae | <i>Annona neosericea</i> H.Rainer | | × | × | × | NT |
| Annonaceae | <i>Annona sylvatica</i> A.St.-Hil. | | × | × | | T |
| Annonaceae | <i>Guatteria australis</i> A.St.-Hil. | | × | × | | T |
| Annonaceae | <i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng. | | × | × | | T |
| Apocynaceae | <i>Malouetia cestroides</i> (Nees ex Mart.) Müll.Arg. | | | | × | NT |
| Apocynaceae | <i>Tabernaemontana catharinensis</i> A.DC. | | | × | | NT |
| Aquifoliaceae | <i>Ilex dumosa</i> Reissek | × | × | | | NT |
| Aquifoliaceae | <i>Ilex integerrima</i> (Vell.) Reissek | × | × | × | | NT |
| Aquifoliaceae | <i>Ilex pseudobuxus</i> Reissek | × | × | | | NT |
| Aquifoliaceae | <i>Ilex theezans</i> Mart. ex Reissek | × | | | | T |
| Arecaceae | <i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret | | × | × | × | T |
| Arecaceae | <i>Attalea dubia</i> (Mart.) Burret | | | × | | T |
| Arecaceae | <i>Bactris setosa</i> Mart. | | | × | × | T |
| Arecaceae | <i>Euterpe edulis</i> Mart. | × | × | × | × | T |
| Arecaceae | <i>Geonoma schottiana</i> Mart. | | | | × | T |
| Arecaceae | <i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman | | × | × | | NT |
| Asteraceae | <i>Vernonanthura puberula</i> (Less.) H.Rob. | | × | | | NT |
| Bignoniaceae | <i>Handroanthus serratifolius</i> (Vahl) S.Grose | | × | | × | NT |
| Bignoniaceae | <i>Handroanthus umbellatus</i> (Sond.) Mattos | | × | | | NT |
| Bignoniaceae | <i>Jacaranda puberula</i> Cham. | × | × | × | × | NT |
| Boraginaceae | <i>Cordia sellowiana</i> Cham. | | × | | | T |
| Boraginaceae | <i>Cordia silvestres</i> Fresen. | | × | | | NT |
| Burseraceae | <i>Protium kleinii</i> Cuatrec. | × | | × | × | T |
| Celastraceae | <i>Maytenus schumanniana</i> Loes. | | | × | × | T |
| Chrysobalanaceae | <i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC. | | | × | | T |
| Clethraceae | <i>Clethra scabra</i> Pers. | | × | × | | NT |
| Clusiaceae | <i>Clusia criuva</i> Cambess. | × | | | | NT |
| Clusiaceae | <i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi | | × | × | × | T |
| Combretaceae | <i>Buchenavia kleinii</i> Exell | | | | × | NT |
| Chrysobalanaceae | <i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC. | | | × | | T |
| Clethraceae | <i>Clethra scabra</i> Pers. | | × | × | | NT |
| Clusiaceae | <i>Clusia criuva</i> Cambess. | × | | | | NT |
| Clusiaceae | <i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi | | | × | × | T |
| Elaeocarpaceae | <i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth. | | × | × | | T |

Tabela S5 (continuação)

| Família | Espécie | 7-17 anos | 20-30 anos | 35-55 anos | <80 anos | Grupo ecológico |
|---------------|---|-----------|------------|------------|----------|-----------------|
| Euphorbiaceae | <i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll.Arg. | | | × | × | NT |
| Euphorbiaceae | <i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl. | × | × | × | × | NT |
| Euphorbiaceae | <i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg. | × | | × | × | NT |
| Euphorbiaceae | <i>Aparisthium cordatum</i> (A.Juss.) Bail. | | | | × | NT |
| Euphorbiaceae | <i>Pausandra morisiana</i> (Casar.) Radlk. | | | | × | T |
| Euphorbiaceae | <i>Sapium glandulatum</i> (Vell.) Pax | × | × | | | NT |
| Euphorbiaceae | <i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp. | | × | × | | NT |
| Euphorbiaceae | <i>Andira antheimia</i> (Vell.) Benth. | × | × | × | | T |
| Fabaceae | <i>Bauhinia forficata</i> Link | | | × | | T |
| Fabaceae | <i>Dalbergia brasiliensis</i> Vogel | | × | × | | NT |
| Fabaceae | <i>Inga edulis</i> Mart. | | | × | | NT |
| Fabaceae | <i>Inga marginata</i> Willd. | | | × | | NT |
| Fabaceae | <i>Inga sellowiana</i> Benth. | × | | × | | NT |
| Fabaceae | <i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart. | × | × | × | | NT |
| Fabaceae | <i>Inga striata</i> Benth. | × | | | | NT |
| Fabaceae | <i>Machaerium brasiliense</i> Vogel | | | × | | NT |
| Fabaceae | <i>Machaerium hatschbachii</i> Rudd | × | | × | | NT |
| Fabaceae | <i>Mimosa bimucronata</i> (DC.) Kuntze | × | | | | NT |
| Fabaceae | <i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão | | | | × | T |
| Fabaceae | <i>Platymiscium floribundum</i> Vogel | | × | | | NT |
| Fabaceae | <i>Pseudopiptadenia warmingii</i> (Benth.) G.P.Lewis & M.P.Lima | | × | × | | NT |
| Fabaceae | <i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl | | | × | | T |
| Fabaceae | <i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) Blake | | × | | | NT |
| Fabaceae | <i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S.Irwin & Barneby | × | × | | | NT |
| Fabaceae | <i>Senna silvestris</i> (Vell.) H.S.Irwin & Barneby | | | × | | NT |
| Lamiaceae | <i>Aegiphila integrifolia</i> (Jacq.) Moldenke | × | × | | | NT |
| Lamiaceae | <i>Vitex polygama</i> Cham. | | | × | | T |
| Lauraceae | <i>Aniba firmula</i> (Nees & Mart.) Mez | | × | × | | T |
| Lauraceae | <i>Cryptocarya mandioccana</i> Meisn. | | | × | | T |
| Lauraceae | <i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F.Macbr. | | × | × | × | T |
| Lauraceae | <i>Nectandra leucanta</i> Nees | | × | × | × | NT |
| Lauraceae | <i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb. | | × | × | × | NT |
| Lauraceae | <i>Nectandra oppositifolia</i> Nees | × | × | × | | NT |
| Lauraceae | <i>Ocotea catharinensis</i> Mez | | | | × | T |
| Lauraceae | <i>Ocotea dispersa</i> (Nees & Mart.) Mez | | × | × | | T |
| Lauraceae | <i>Ocotea nunesiana</i> (Vattimo-Gil) J.B. Baitello | | | | × | T |

Tabela S5 (continuação)

| Família | Espécie | 7-17 anos | 20-30 anos | 35-55 anos | <80 anos | Grupo ecológico |
|-----------------|--|-----------|------------|------------|----------|-----------------|
| Lauraceae | <i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees | × | × | × | | T |
| Lauraceae | <i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez | × | × | | | T |
| Lauraceae | <i>Ocotea pulchra</i> Vattimo-Gil | × | | | | T |
| Lauraceae | <i>Ocotea teleiandra</i> (Meisn.) Mez | | × | × | × | T |
| Lauraceae | <i>Cryptocarya mandioccana</i> Meisn. | | | | × | T |
| Lecythidaceae | <i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze | | × | × | × | T |
| Magnoliaceae | <i>Magnolia ovata</i> (A.St.-Hil.) Spreng. | | × | × | × | T |
| Malvaceae | <i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A.Robyns | | × | × | | NT |
| Melastomataceae | <i>Miconia cabucu</i> Hoehne | × | × | × | × | NT |
| Melastomataceae | <i>Miconia cinerascens</i> Miq. | × | × | × | × | NT |
| Melastomataceae | <i>Miconia cinnamomifolia</i> (DC.) Naudin | | × | | | NT |
| Melastomataceae | <i>Pleroma trichopodum</i> DC. | × | × | | | NT |
| Melastomataceae | <i>Tibouchina pulchra</i> Cogn. | × | × | | | NT |
| Meliaceae | <i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart. | | × | × | | NT |
| Meliaceae | <i>Cedrela fissilis</i> Vell. | × | × | × | | NT |
| Meliaceae | <i>Guarea macrophylla</i> Vahl | | × | × | | T |
| Meliaceae | <i>Trichilia lepidota</i> Mart. | | × | × | | T |
| Meliaceae | <i>Trichilia pallens</i> C.DC. | | | × | × | T |
| Monimiaceae | <i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins | | × | × | | T |
| Monimiaceae | <i>Mollinedia uleana</i> Perkins | | × | × | | T |
| Moraceae | <i>Brosimum lactescens</i> (S.Moore) C.C.Berg | | | × | × | T |
| Moraceae | <i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil.) K.Schum. | | | | × | T |
| Moraceae | <i>Ficus adhatodifolia</i> Schott in Spreng. | × | × | | | T |
| Moraceae | <i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger et al. | | × | × | | NT |
| Myristicaceae | <i>Virola biculhyba</i> (Schott ex Spreng.) Warb. | × | × | × | × | NT |
| Myrtaceae | <i>Calycorectes australis</i> D.Legrand | | × | | × | T |
| Myrtaceae | <i>Calyptranthes grandifolia</i> O.Berg | | × | × | | T |
| Myrtaceae | <i>Calyptranthes lucida</i> Mart. ex DC. | | × | × | | T |
| Myrtaceae | <i>Calyptranthes strigipes</i> O.Berg | | | | × | T |
| Myrtaceae | <i>Campomanesia neritiflora</i> (O.Berg) Nied. | | × | | × | T |
| Myrtaceae | <i>Campomanesia reitziana</i> D.Legrand | | × | × | | T |
| Myrtaceae | <i>Eugenia brevistyla</i> D.Legrand | | × | × | | T |
| Myrtaceae | <i>Eugenia burkartiana</i> (D.Legrand) D.Legrand | | × | × | | T |
| Myrtaceae | <i>Eugenia candolleana</i> DC. | | | × | | T |
| Myrtaceae | <i>Eugenia cerasiflora</i> Miq. | × | | | | T |
| Myrtaceae | <i>Eugenia magnibracteolata</i> Mattos & D.Legrand | | | | × | T |
| Myrtaceae | <i>Eugenia malacantha</i> D.Legrand | | | × | | T |

Tabela S5 (continuação)

| Família | Espécie | 7-17 anos | 20-30 anos | 35-55 anos | <80 anos | Grupo ecológico |
|----------------|--|-----------|------------|------------|----------|-----------------|
| Myrtaceae | <i>Eugenia melanogyna</i> (D.Legrand) Sobral | | | × | | T |
| Myrtaceae | <i>Eugenia mosenii</i> (Kausel) Sobral | | | × | | T |
| Myrtaceae | <i>Eugenia multicostata</i> D.Legrand | | × | | | T |
| Myrtaceae | <i>Eugenia obovata</i> O.Berg | | | | × | T |
| Myrtaceae | <i>Eugenia stigmatorosa</i> DC. | | × | × | | NT |
| Myrtaceae | <i>Eugenia subavenia</i> O.Berg | | | | × | T |
| Myrtaceae | <i>Marlierea obscura</i> O.Berg | | × | × | × | T |
| Myrtaceae | <i>Marlierea silvatica</i> (O.Berg) Kiaersk. | | × | × | | T |
| Myrtaceae | <i>Marlierea tomentosa</i> Cambess. | | | | × | T |
| Myrtaceae | <i>Myrcia bicarinata</i> (O.Berg) D.Legrand | | | | × | T |
| Myrtaceae | <i>Myrcia flagellaris</i> (D.Legrand) Mattos | | | | × | T |
| Myrtaceae | <i>Myrcia glabra</i> (O.Berg) D.Legrand | | × | × | | T |
| Myrtaceae | <i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC. | | × | | | NT |
| Myrtaceae | <i>Myrcia pubipetala</i> Miq. | | × | × | × | T |
| Myrtaceae | <i>Myrcia racemosa</i> (O.Berg) Kiaersk. | | × | × | | NT |
| Myrtaceae | <i>Myrcia richardiana</i> (O.Berg) Kiaersk. | | | | × | T |
| Myrtaceae | <i>Myrcia spectabilis</i> DC. | | × | × | × | T |
| Myrtaceae | <i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC. | | × | × | | NT |
| Myrtaceae | <i>Myrcia strigipes</i> Mart. | × | × | × | | T |
| Myrtaceae | <i>Myrciaria floribunda</i> (H.West ex Willd.) O.Berg | | × | × | | NT |
| Myrtaceae | <i>Plinia edulis</i> (Vell.) Sobral | | | | × | T |
| Myrtaceae | <i>Plinia trunciflora</i> (O.Berg) Kausel | | | | × | T |
| Myrtaceae | <i>Psidium cattleianum</i> Sabine | × | × | | | NT |
| Myrtaceae | <i>Tapirira guianensis</i> Aubl. | | × | × | | NT |
| Nyctaginaceae | <i>Guapira asperula</i> (Standl.) Lundell | | × | × | | T |
| Nyctaginaceae | <i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz | | × | × | × | NT |
| Nyctaginaceae | <i>Pisonia ambigua</i> Heimerl | | | × | × | NT |
| Ochnaceae | <i>Ouratea parviflora</i> (A.DC.) Baill. | | | × | × | T |
| Olacaceae | <i>Heisteria silvianii</i> Schwacke | | | × | × | T |
| Olacaceae | <i>Tetrazylium grandifolium</i> (Baill.) Sleumer | | × | × | × | T |
| Peraceae | <i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill. | × | × | × | × | NT |
| Phyllanthaceae | <i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemão | × | × | × | × | NT |
| Phyllanthaceae | <i>Margaritaria nobilis</i> L.f. | | | × | | NT |
| Polygonaceae | <i>Coccoloba warmingii</i> Meisn. | | | × | | NT |
| Primulaceae | <i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult. | × | × | | | NT |
| Proteaceae | <i>Roupala montana</i> Aubl. | | | | × | T |
| Quinaceae | <i>Quina glaziovii</i> Engl. | | | × | × | T |

Tabela S5 (continuação)

| Família | Espécie | 7-17 anos | 20-30 anos | 35-55 anos | <80 anos | Grupo ecológico |
|--------------|--|-----------|------------|------------|----------|-----------------|
| Rubiaceae | <i>Amaoua guianensis</i> Aubl. | × | × | × | × | NT |
| Rubiaceae | <i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil.) K.Schum. | × | × | × | | T |
| Rubiaceae | <i>Cordia concolor</i> (Cham.) Kuntze | | × | × | | T |
| Rubiaceae | <i>Coussarea contracta</i> (Walp.) Müll.Arg. | | × | × | × | NT |
| Rubiaceae | <i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult. | | | × | × | NT |
| Rubiaceae | <i>Psychotria mapourioides</i> DC. | | × | × | × | T |
| Rubiaceae | <i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schltl.) Wawra | | × | × | × | T |
| Rubiaceae | <i>Psychotria suterella</i> Müll.Arg. | | | × | × | T |
| Rubiaceae | <i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll.Arg. | | | × | × | T |
| Rutaceae | <i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam. | | × | × | × | NT |
| Sabiaceae | <i>Meliosma sellowii</i> Urb. | | | | × | T |
| Salicaceae | <i>Casearia decandra</i> Jacq. | × | × | × | | T |
| Salicaceae | <i>Casearia obliqua</i> Spreng. | × | × | × | × | T |
| Salicaceae | <i>Casearia sylvestris</i> Sw. | × | × | × | × | NT |
| Sapindaceae | <i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl. | | | × | | T |
| Sapindaceae | <i>Allophylus petiolulatus</i> Radlk. | | × | | | T |
| Sapindaceae | <i>Cupania oblongifolia</i> Mart. | × | × | × | × | NT |
| Sapindaceae | <i>Matayba guianensis</i> Aubl. | | × | × | | NT |
| Sapindaceae | <i>Matayba intermedia</i> Radlk. | | × | × | | NT |
| Sapindaceae | <i>Matayba juglandifolia</i> (Cambess.) Radlk. | | | × | | NT |
| Sapotaceae | <i>Chrysophyllum inornatum</i> Mart. | × | × | × | × | NT |
| Sapotaceae | <i>Manilkara subsericea</i> (Mart.) Dubard | | | × | | T |
| Sapotaceae | <i>Pouteria venosa</i> (Mart.) Baehni | | × | | × | T |
| Sapotaceae | <i>Pradosia lactescens</i> (Vell.) Radlk. | | × | | | T |
| Solanaceae | <i>Acnistus arborescens</i> (L.) Schltl. | | | × | | NT |
| Symplocaceae | <i>Symplocos laxiflora</i> Benth. | × | × | × | × | T |
| Theaceae | <i>Lacistema lucidum</i> Schnizl. | | | | × | T |
| Theaceae | <i>Laplacea fruticosa</i> (Schrad.) Kobuski | | × | | | T |
| Urticaceae | <i>Cecropia glaziovii</i> Snehl. | × | × | | | NT |
| Urticaceae | <i>Cecropia pachystachya</i> Trécul | × | | | | NT |
| Urticaceae | <i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini | × | × | × | × | T |
| Urticaceae | <i>Pourouma guianensis</i> Aubl. | | | × | | NT |
| Vochysiaceae | <i>Vochysia bifalcata</i> Warm. | × | × | × | | NT |

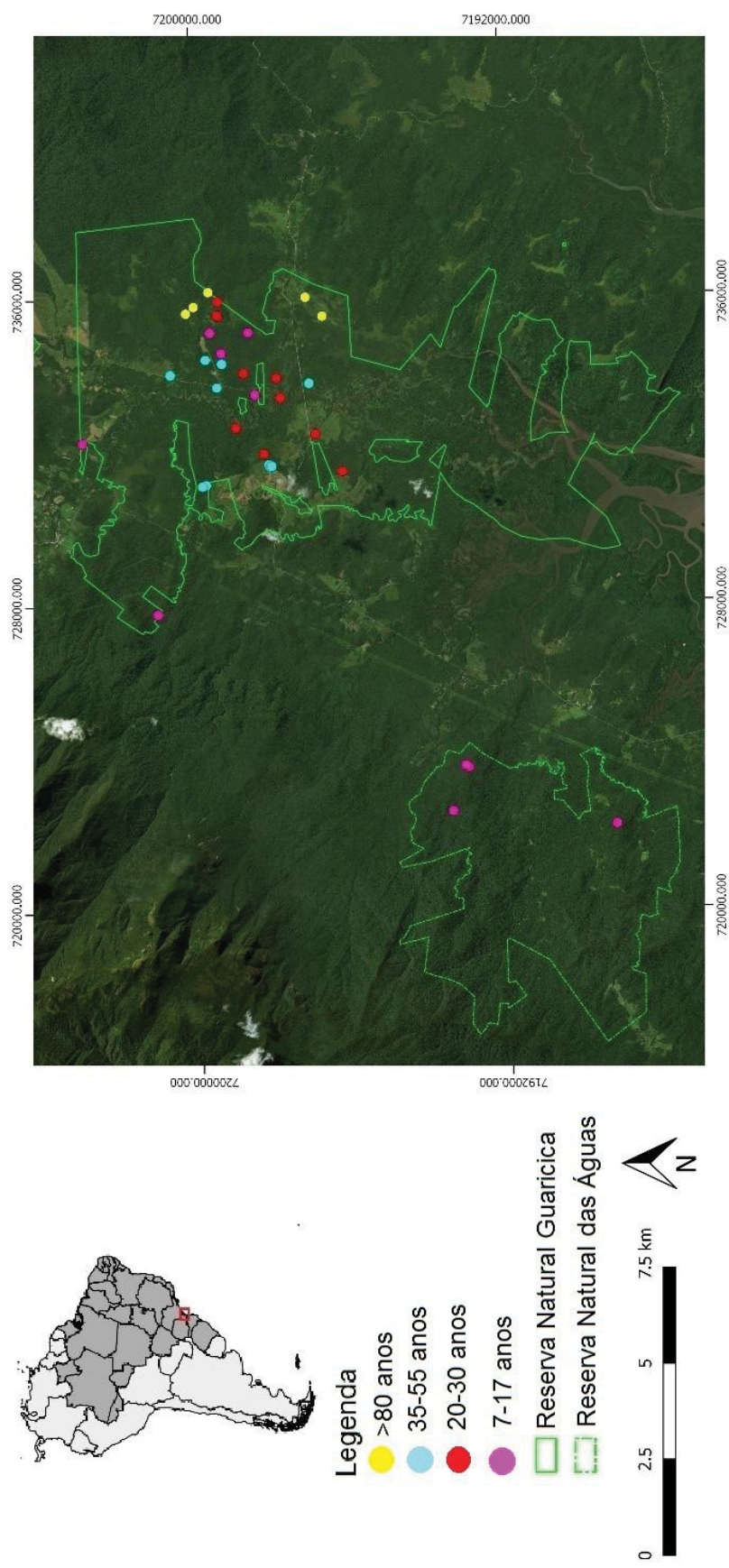


Figura S1. Distribuição das parcelas circulares nas áreas de estudo em Antonina – Paraná.

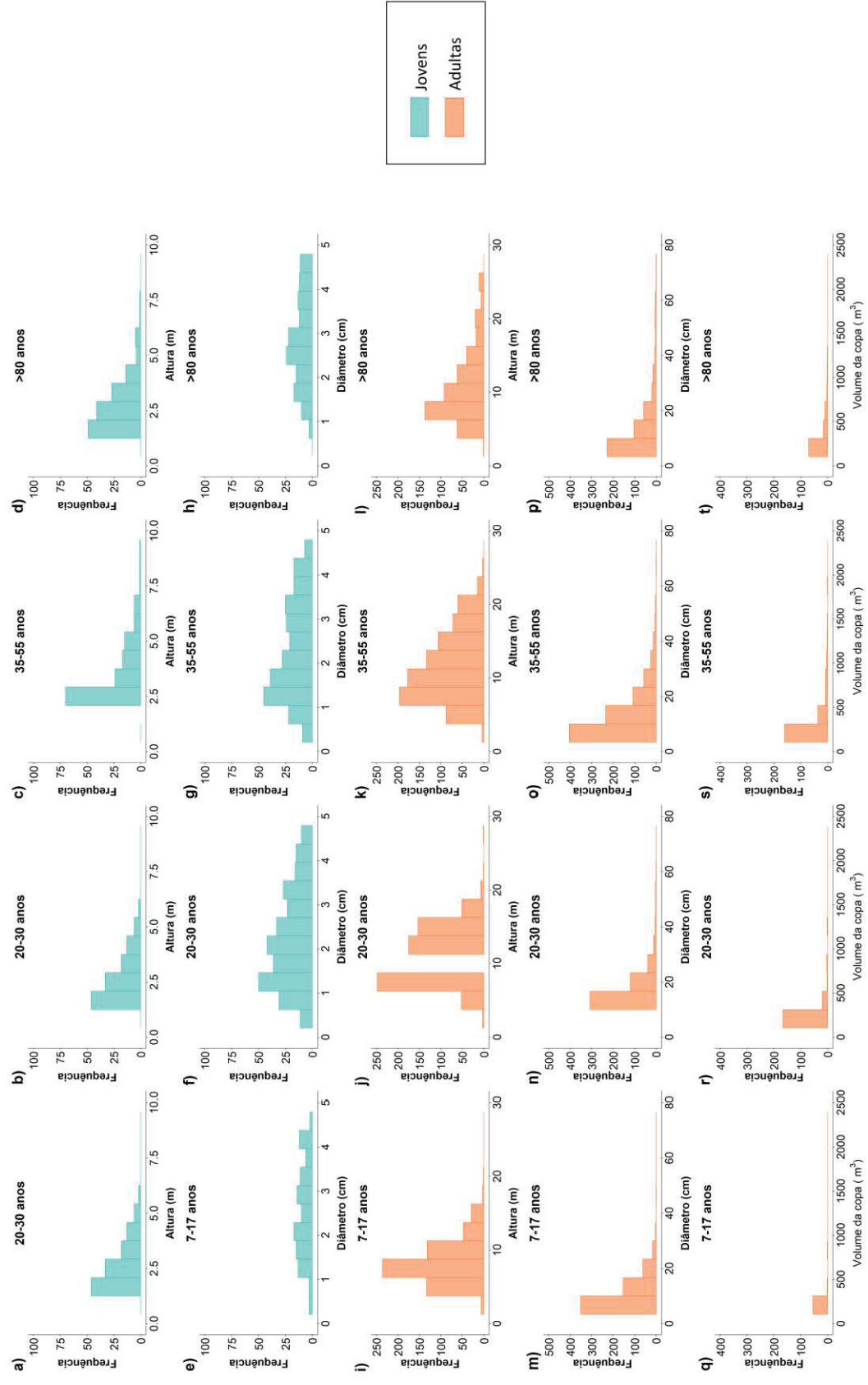


Figura S2. Frequência da altura, diâmetro e volume da copa de indivíduos adultos (em laranja) e jovens (em verde) das comunidades em sucessão.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo contribuiu para o entendimento dos mecanismos que afetam as dinâmicas da vegetação e, conseqüentemente, estruturam a comunidade em sucessão. Unir diferentes escalas de organização ecológica, de indivíduo, da população e da comunidade, permite uma melhor compreensão de como os processos ecológicos atuam em diferentes escalas. Corroborando com o pensamento atual sobre estudos sucessionais, tanto processos determinísticos quanto estocásticos indicaram ser importantes para as dinâmicas vegetais; entretanto, a escala ecológica e o período sucessional analisado podem ter influenciado na magnitude dos processos. Processos estocásticos tenderam a ser mais comuns no nível populacional, enquanto determinísticos, no nível individual. Para os processos determinísticos, observamos que interações bióticas foram mais influentes em idade inicial e intermediária de sucessão, enquanto características ambientais foram importantes durante toda a sucessão.

Esses mesmos fatores foram importantes para explicar mudanças na arquitetura da comunidade de árvores jovens e adultas no gradiente sucessional. A abordagem das relações alométricas em nível de comunidade demonstrou ser um reflexo das relações alométricas das populações mais abundantes. A abordagem de indivíduos de diferentes tamanhos e/ou estágio de vida (jovens e adultos), considerando as já conhecidas variações de características bióticas e abióticas no gradiente sucessional, permitiu discutir as diferentes respostas dos organismos frente à estas variações, fato que reforça as predições de que as árvores sofrem mudanças de nicho ontogenético, e ressalta a importância de se incluir a ontogenia dos indivíduos em estudos de dinâmicas vegetais. Os resultados em conjunto, auxiliam o entendimento de como fatores determinísticos e estocásticos direcionam o processo de regeneração florestal, e contribuindo para manter os altos índices de diversidade das florestas tropicais.

REFERÊNCIAS

- ACHARD, F.; EVA, H. D.; STIBIG, H. J.; *et al.* Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. **Science**, v. 297, p. 999–1002, 2002.
- ADLER, P. B.; SMULL D.; BEARD, K. H.; *et al.* 2018 Competition and coexistence in plant communities: intraspecific competition is stronger than interspecific competition. *Ecology letters* 21: 1319-1329.
- AIDE, T. M.; GRAU, H. R. Globalization, migration, and Latin American ecosystems. *Science*, v. 305, p. 1915-1916, 2004.
- ALVAREZ-BUULLA, E.; MARTINEZ-RAMOS; M. Demography and Allometry of *Cecropia Obtusifolia*, a Neotropical Pioneer Tree - An Evaluation of the Climax-Pioneer Paradigm for Tropical Rain Forests. **The Journal of Ecology**, v. 80, p. 275-290, 1992.
- ANTIN, C.; PÉLISSER, R.; VICENT, G.; *et al.* Crown allometries are less responsive than stem allometry to tree size and habitat variations in an Indian monsoon forest. **Trees**, v. 27. p. 1485-1495, 2013.
- ARCHBALD, S.; BOND, W. J. Growing tall vs growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia Karroo* in forest, savanna, and arid environments. **OIKOS**, v. 102, p. 3-14, 2013.
- ARNOLD, T. B.; EMERSON, J. W. Discrete Goodness-of-Fit Tests. Package “dgof”. Version 1.2, 2013.
- BARALOTO, C.; GOLDBERG D. E.; BONAL, D. Performance trade-offs amongs tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. **Ecology**, v. 86, p. 2461-2472, 2005.
- BARBOSA; C. E. A; MISIEWICZ; T. C.; FINE, P. V. A.; COSTA, F. R. C. Plant Ontogeny, Spatial Distance, and Soil Type Influence Patterns of Relatedness in a Common Amazonian Tree. **Plos One**, v. 8, e62639, 2013.
- BARTUSKOVÁ, A.; Dolezal J.; JANECEK, S.; LANTA, V.; KLIMESOVÁ, J. Changes in biomass allocation in species rich meadow after abandonment: Ecological strategy or allometry? **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 17, p. 379–387, 2015.
- BASKERVILLE, G. L. Use of Logarithmic Regression in the Estimation of Plant Biomass. **Canadian Journal of Forestry**, v.2, p. 49-53, 1971.
- BATES, D.; MÄCHLER, M.; BOLKER, B.; *et al.* Fitting linear mixed- effects models using lme4. **Journal of Statistical Software**, v. 67, p. 1–48, 2015.
- BEGON, M.; HARPER, J. L.; TOWNSEND, C. R. **Ecology: individuals, populations and communities**. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 1986.
- BIGELOW, S. W.; CANHAM, C. D. Community organization of tree species along soil gradients in a northeastern USA forest. **Journal of Ecology**, v. 90, p. 188–200, 2002.

BLANCHARD, E.; BIRNBAUM, P.; IBANEZ, T.; *et al.* Contrasted allometries between stem diameter, crown area, and tree height in five tropical biogeographic areas. **Trees**, p. 1-16, 2016.

BOHLMAN, S.; PACALA, S. A forest structure model that determines crown layers and partitions growth and mortality rates for landscape-scale applications of tropical forests. **Journal of Ecology**, v. 100, p. 508–518, 2012.

BORCARD, D.; GILET, F.; LEGENDRE, P. **Numerical Ecology with R**. Springer-Verlag, New York, 2011.

BUDOWSKI, G. N. Distribution of tropical American rain forest species in the light of succession processes. **Turrialba**, v. 15, p. 40-2, 1965.

BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. **Model selection and multimodel inference**. A practical information-theoretic approach. Second Edition, Springer, New York, 2002.

CALLAWAY, R. M.; WALKER, L. R. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. **Ecology**, v. 78, p. 1958–65, 1997.

CAPOBIANCO, J. P. R. **Dossiê Mata Atlântica**. Instituto socioambiental. São Paulo, 2001.

CARDOSO, F. A. **estruturação de comunidades vegetais em áreas sucessionais da Floresta Atlântica em diferentes tipos de solo**. Tese de doutorado (Doutorado em Ecologia e Conservação) - Universidade Federal do Paraná, Paraná, 014.

CASWELL, H. **Matrix population models: construction, analysis, and interpretation**, 2nd edn. Sinauer, Massachusetts, 2001.

CEQUINEL, A.; CAPELLESSO, E. S.; MARCILIO-SILVA, V.; *et al.* Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics Determinism in tree turnover during the succession of a tropical forest. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 34:120-128, 2018.

CHAZDON, R.; PEARCY, R.; LEE, D. *et al.* **Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments**. In: Mulkey S, Chazdon RL, Smith AP (eds). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, 686 p, New York.

CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: Carson, W. P.; Schnitzer, S. A. (Eds.). **Tropical forest community ecology**. Oxford: Blackwell Scientific. p. 384–408, 2008.

CHAZDON, R. L.; FINEGAN, B.; CAPERS, R. S.; *et al.* Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in Northeastern Costa Rica. **Biotropica**, v. 42, p. 31-40, 2010.

CHAZDON, R. L. Regeneração de florestas tropicais. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. **Ciências Naturais**, v. 7, p. 195-218, 2012.

CHAZDON, R. L. Tropical Forest Regeneration. **Encyclopedia of Biodiversity**, v.7, p. 277-286, 2013.

CHAZDON, R. L. **Second Growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation**. The University Of Chicago Press, Chicago and London, 2014.

CLARK, J. Individuals and the Variation Needed for High Species Diversity in forest tree, 2010.

CLEMENTS, F. E. Plant Succession: an analysis of the development of vegetation. **Carnegie Institution of Washington**, Washington, 1916.

COMITA, L. S.; QUEENBOROUGH, S. A.; MUPHY, S. J.; *et al.* Testing predictions of the Janzen–Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance and density-dependent seed and seedling survival. **Journal of Ecology**, v.102, p. 845–856, 2014.

CRAMER, V. A.; HOBBS, R. J.; STANDISH, R. J. What’s new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 23, p. 104-112, 2008.

CONNELL, J. H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: BOER DEN, P. J.; GRADWELL, G. R. (Eds.). **Dynamics of numbers in populations**. Wageningen: Center for Agricultural Publication and Documentation, 1971. p. 298–312.

CONNELL, J. H.; Slatyer R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **The American Naturalist**, v. 111, p. 1119-1144, 1977.

COWLES, H. C. The Ecological Relations of the Vegetation on the Sand Dunes of Lake Michigan. Part I. - Geographical Relations of the Dune Floras. **Botanical Gazette**, v. 27, p. 95-117, 1899.

DAY, M. E.; GREENWOOD, M. S. **Regulation of Ontogeny in Temperate Conifers**. In: Meinzer F. C., Lachenbruch B., Dawson T. E. Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function. Springer, New Work, 2011.

DE ROSS, A. M.; LEONARDSSON, K.; PERSSON, L.; *et al.* Ontogenetic Niche Shifts And Flexible Behavior In size-Structured Populations. **Ecological Monographs**, v. 72, p. 271-292, 2002.

DEAN, W. **A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira**. São Paulo: Companhia das Letras, 1996.

DENSLOW, J. S.; GUZMAN, G. S. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. **Journal of Vegetation Science**, v. 11, p. 201—212, 2000.

DOMEC, J. C.; LACHENBRUCH, B.; MEINZER, F. C.; *et al.* Maximum height in a conifer is associated with conflicting requirements for xylem design. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v. 105, p. 12069-12074, 2008.

DONOVAN, L. A.; EHLERINGER, J. R. Contrasting water-use patterns among size and life-history classes of a semi-arid shrub. **Functional Ecology**, v. 6, p. 482–488, 1992.

DOUMA, J. C.; de HAAN, M. W.; AERTS, R.; *et al.* Succession-induced trait shifts across a wide range of NW European ecosystems are driven by light and modulated by initial abiotic conditions. **Journal of Ecology**, v. 100, p. 366–380, 2012.

DRAY, S.; LEGENDRE, P.; PERES-NETO, P. P. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). **Ecological Modelling**, v. 196, p. 483–493, 2006.

DRESS, L. R.; MANU, A.; WILDING, L. P. Characteristics of aeolian dusts in Niger, West Africa. **Geoderma**, v. 59, p. 213–233, 1993.

EGLER, F.E. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition – a factor in old-field vegetation development. **Vegetation**, v. 4, p. 412–417, 1954.

EMBRAPA – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. 2013. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. 3ª ed. Brasília, 353 p.

ERIKSSON, O. Ontogenetic niche shifts and their implications for recruitment in three clonal *Vaccinium* shrubs: *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, and *Vaccinium oxycoccos*. **Canadian Journal of Botany**, v. 80, p. 635–641, 2002.

FELDPAUSCH, T.; BANIN, L.; PHILIPS, O.; *et al.* Height-diameter allometry of tropical forest trees. **Biogeosciences**, v. 8, p. 1081–1106, 2011.

FERRETTI, A. R.; BRITEZ, R. M. A restauração da Floresta Atlântica no litoral do Estado do Paraná, os trabalhos da SPVS. In: GALVÃO, A. P. M.; PORFÍRIO-DA-SILVA, V. (eds) **Restauração Florestal, fundamentos e estudos de caso**. Embrapa Florestas, Colombo, p. 87–102, 2006.

FRISSELL, D. S. The importance of fire as a natural ecological factor in Itasca State Park, Minnesota. **Quaternary Research**, v. 3, p. 397–497, 1973.

GARDNER, T. A.; BARLOW, J.; CHAZDON, R.; *et al.* Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology Letters**, v. 12, p. 561–582, 2009.

GATSUK, L. E.; SMIRNOVA, O. V.; VORONTZOVA, L. I.; *et al.* Age states of plants of various growth forms: a review. **Journal of Ecology**, v. 68, p. 675–696, 1980.

GAUSE, G. F. **The Struggle For Existence**. Baltimore: Williams & Wilkins, 1934.

GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin Torrey Botanical Club**, v. 53, p.7–26, 1926.

GLENN-LEWIN, D. C.; MAAREL, E. van der. Pattern and process of vegetation dynamics. In: GLENN-LEWIN, D. C.; PEET, R. K.; VEBLEN, T. T. (Eds.). **Plant Succession: theory and prediction**. Chapman & Hall, 1992. p.11–59.

GOLDBERG, D. E.; BARTON, A. M. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities - a review of field experiments with plants. **The American Naturalist**, v. 139, p. 771–801, 1992.

GOTELLI, N. J.; ELLISSON, A. M. **Princípios de Estatística em Ecologia**. Artmed, Rio Grande do Sul, Brasil, 2010.

GRIESEMER, J. R. Niche: theory perspectives. **Keywords in Evolutionary Biology**, p. 231–240, 1992.

GRIME, P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **The American Naturalist**, v. 111, p. 1169–1194, 1977.

GRIME, J. P. **Plant Strategies and Vegetation Processes**. Wiley, Chichester, 1979.

GRINNELL, J. The niche-relationships of the California Thrasher. **The Auk**, v.34, p. 427–433, 1917.

GRUBB, P. J. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. **Biological Reviews**, v. 52, p. 107–145, 1977.

GRUBB, P. J. A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 1, p. 3–31, 1998.

HAJEK, P.; SEIDEL, D.; LEUSCHNER, C.; Mechanical abrasion, and not competition for light, is the dominante canopy interaction in a temperature mixed forest. **Forest Ecology and Management**, v. 348, p. 108–116, 2015.

HARPER, J. L. Approaches to the study of plant competition. In: MILTHORPE, F. L. (Ed.). Mechanisms in Biological Competitionn. **Symposia of the Society for Experimental Biology**, v. 15, p. 1–39, 1961.

HARPER, J. L. Establishment, aggression and cohabitation in weedy species. In: BAKER, H. G.; STEBBINS, G. L. (Eds.). **The Genetics of Colonising Species**. Academic Press, New York, p. 243–268, 1965.

HARTSHORN, G. S. **Treefalls and tropical forest dynamics**. In: TOMLINSON, P. B.; ZIMMERMANN, Z. Z. (Eds.). Tropical trees as living systems. New York: Cambridge University Press, p. 617–638, 1978.

HEINEMAN, K. D.; JENSEN, E.; SHAPLAND, A.; *et al.* The effects of belowground resources on aboveground allometric growth in Bornean tree species. **Forest Ecology and Management**, v. 261, p. 1820–1832, 2011.

HILLERISLAMBERS, J.; ADLER, P. B.; HARPOLE, W. S.; *et al.* Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 43, 227–248, 2012.

HOFER H.; BIHN J.; BORGES C.; *et al.* 2011. InBioVeritas – Valuating nature in the southern Mata Atlântica of Brazil. **Procedia Environmental Sciences**, v. 9, p. 64–71, 2011.

HOSONUMA N.; HEROLD M.; DE SY V.; *et al.* Na assessment of deforestation and forest degradation drivers in developing countries. **Environmental Research Letters**, v. 7, 044009, 2012.

HORN, H. S. The ecology of secondary succession. **Annual Review Ecology and Systematics**, v. 5, p. 25-37, 1974.

HUBBELL S. P. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. **Coral Reefs**, v. 16, p. S9—S21, 1997.

HUBBELL, S. P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. **Functional Ecology**, v.19, p. 166–172, 2005.

HUNTER M.; Keller M.; Morton D.; *et al.* Structural Dynamics of Tropical Moist Forest Gaps. **Plos One**, p. 1-19, 2015.

HUSTON, M.; SMITH, T. (1987) Plant succession: history and competition. *American Naturalist* 130:168-198.

HUTCHINSON, G. E. **Concluding remarks**. Cold Spring Harbour Symp. Quantitative Biology, v. 22, p. 415-427, 1957.

HUXLEY, J. S.; TESSIER, G. Terminology of relative growth. **Nature** 137:780-781, 1936.

IIDA, Y.; POORTER, L.; STERCK F.; *et al.* Linking size-dependent growth and mortality with architectural traits across 145 co-occurring tropical tree species. **Ecology**, v. 95, p. 353-363, 2014.

INMAN-NARAHARI F., OSTERTAG R., HUBBELL S. P. *et al.* Density-dependent seedling mortality varies with light availability and species abundance in wet and dry Hawaiian forests. **Journal of Ecology**, v. 104, p. 773-780, 2016.

JACOMINE P. K. T. A nova classificação brasileira de solos. **Anais da Academia Pernambucana de Ciência Agrônômica**, v. 5 e 6, p. 161-179, 2009.

JIANG L.; YE M.; ZHU S.; *et al.* Computational identification of genes modulating stem height–diameter allometry. **Plant Biotechnology Journal**, v. 14, p. 2254-2264, 2016.

JANZEN, D. H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **The American Naturalist**, v. 104, p. 501–528, 1970.

JOHNSON, R. **Determinate evolution in the color-pattern of the lady-beetles**. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1910.

JURINITZ, C. F.; OLIVEIRA, A. A.; BRUNA, E. M. Abiotic and Biotic Influences on Early-Stage Survival in Two Shade-Tolerant Tree Species in Brazil’s Atlantic Forest. **Biotropica**, p. 1-9, 2013.

KAUANO, É. E., CARDOSO, F. C. G., TOREZAN, J. M. D. *et al.* Micro- and meso-scale factors affect the restoration of Atlantic Forest. **Natureza & Conservação**, v.11, p. 145-151, 2014.

KENNARD, D. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 53-66, 2002.

KING, D. A. Allometry and life history of tropical trees. **Journal of Tropical Ecology** v. 12, p. 25–44, 1996.

KING, D. A., DAVIES, S. J., NOOR, N. S. M. D. Growth and mortality are related to adult tree size in a Malaysian mixed dipterocarp forest. **Forest Ecology and Management**, v. 223, p. 152-158, 2006.

KITAJIMA, K., MULKEY, S. S., WRIGHT, S. J. Variation in crown light utilization characteristics among tropical canopy trees. **Annals of Botany**, v. 95, p. 535–547, 2005.

KITAJIMA, K., POORTER, L. **Functional basis for resource niche differentiation by tropical trees**. In: Carson WP, Schnitzer SA. eds. Tropical forest community ecology. Oxford: Blackwell Publishing, in press, 2008.

KOBE, R. K.; VRIESENDORP, C. F. Conspecific density dependence in seedlings varies with species shade tolerance in a wet tropical forest. **Ecology Letters**, v. 14, p. 503–510, 2011.

LAANISTO, L.; NIINEMETS, U. Polytolerance to abiotic stresses: how universal is the shade-drought tolerance trade-off in woody species? **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, p. 571–580, 2015.

LASKY, J. R., URIARTE, M., BOUKILI, V. K. Trait-mediated assembly processes predict successional changes in community diversity of tropical forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, p. 5616–5621, 2014.

LEBRIJA-TREJOS, E., REICH, P. B., HERNÁNDEZ, A. Species with greater seed mass are more tolerant of conspecific neighbours: a key driver of early survival and future abundances in a tropical forest. **Ecology Letters**, v.19, p. 1071-1080, 2016.

LEDOLTER J. 2013. **Data mining and business analytics with R**. Multinomial Logistic Regression.

LEFKOVITCH, L. The study of population growth in organisms grouped by stages. **Biometrics**, v. 21, p. 1–18, 1965.

LEGENDRE, P.; GILLET, F.; BORCARD, D. Numerical Ecology with R. Springer, New York, 2011.

LEMMON, P. E. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. **Forest Science**, v. 2, p. 314–320, 1956.

- LETCHER, S. G.; CHAZDON, R. L.; ANDRADE, A. C. S. *et al.* Phylogenetic community structure during succession: Evidence from three Neotropical forest sites. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 14, p. 79–87, 2012.
- LEVINE, J. M.; HILLERISLAMBERS, J. The importance of niches for the maintenance of species diversity. **Natura**, v. 461, p. 254-258, 2009.
- LEWIS, S. L.; EDWARDS, D. P.; GALBRAITH, D. Increasing human dominance of tropical forests. **Science**, v. 349, p. 827-831, 2015.
- LIDA, Y.; KOHYAMA, T. S.; KUBO, T., *et al.* Tree architecture and life-history strategies across 200 co-occurring tropical tree species. **Functional Ecology**, v. 25, p. 1260-1268, 2011.
- LIEBSCH, D.; MARQUES, M. C. M.; GOLDENBERG, R. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features in the secondary succession. **Biological Conservation**, v. 141, p. 1717-1725, 2008.
- LINES, E. R.; ZAVALA, M. A.; PURVES, D. W.; *et al.* Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, p. 1017-1028, 2012.
- LOTKA, A. The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 22, p. 461–469, 1932.
- LUSK, C. H.; FALSTER, D. S.; JARA-VERGARA, C. K.; *et al.* Ontogenetic variation in light requirements of juvenile rainforest evergreens. **Functional Ecology**, v. 22, p. 454-459, 2008.
- LUSK, C. H.; PÉREZ-MILLAQUEO, M. M.; PIPER, F. I.; *et al.* Ontogeny, understorey light interception and simulated carbon gain of juvenile rainforest evergreens differing in shade tolerance. **Annals of Botany**, v. 109, p. 419-428, 2011.
- MACARTHUR, R.; LEVINS R. The limiting similitary, convergence, and divergence of coexisting species. **American Naturalist**, v. 101, p. 377-385, 1967.
- MCCARTHY-NEUMANN S.; KOBE R. K. Tolerance of soil pathogens co-varies with shade tolerance across species of tropical tree seedlings. **Ecology**, v. 89, p. 1883–1892, 2008.
- MACDICKEN K. G.; WOLF G. V.; BRISCOE C. B. **Standard Research Methods for Multipurpose Trees and Shrubs**, 1991.
- MCMAGON, T. Size and shape in biology. **Science**, v. 179, p. 1201-1204, 1973.
- MARGALEF, D. R. Information theory in ecology. **International Journal of General Systems**, v. 3, p. 36–71, 1958.
- MARGALEF, R. On certain unifying principles in ecology. **American Naturalist**, v. 97, p. 357- 374, 1963.

MARQUES, M. C. M.; ZWIENER, V. P.; RAMOS, F. M.; *et al.* Forest structure and species composition along a successional gradient of Lowland Atlantic Forest in Southern Brazil. **Biotaneotropical**, v. 14, e20140094, 2014.

MATTHES, L. A. F.; MARTINS, F. R. Conceitos em sucessão ecológica. **Revista Brasileira de Horticultura Ornamental**, v. 2, p. 19-32, 1996.

MEINERS, S. J.; CADOTTE, M.W.; FRIDLEY, J.D.; *et al.* Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities. **Functional Ecology**, v. 29, p. 154–164, 2015.

MESQUITA, R. C. G.; ICKLES, K.; GANADE, G.; *et al.* Alternative successional pathways in the Amazon Basin. **Journal of Ecology**, v. 89, p. 528–537, 2001.

METZGER, J. P. Conservation issues in the Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1138–1140, 2009.

MI, X.; SWENSON, N. G., J. I. A.; Q. *et al.* Stochastic assembly in a subtropical forest chronosequence: evidence from contrasting changes of species, phylogenetic and functional dissimilarity over succession. **Nature**, v. 6, 32596, 2016.

MILLER, T. E. X.; RUDOLF V. H. W. Thinking inside the box: community-level consequences of stage structured populations. **Trends Ecology Evolution**, v. 26, p. 457–466, 2011.

MITTERMEIER, R. A.; Da FONSECA G. A. B.; RYLANDS A. B.; *et al.* A brief history of biodiversity conservation in Brazil. **Conservation Biology**, v. 19, p. 601–607, 2005.

MOLINO, J.; SABATIER, D. Tree Diversity in Tropical Rain Forests: A Validation of the Intermediate Disturbance Hypothesis. **Science**, v. 294, p. 1702-104, 2001.

MONTGOMERY, RA; CHAZDON, R. Forest Structure, Canopy Architecture, and Light Transmittance in Tropical Wet Forests. **Ecology**, v. 82, p. 2707-2718, 2001.

MONTGOMERY, R. A.; CHAZDON, R. L. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. **Oecologia**, v. 131, p. 165–174, 2002.

NAKAZAWA, T. Ontogenetic niche shifts matter in community ecology: a review and future perspectives. **Population Ecology**, v. 57, p. 347-354, 2015.

NASCIMENTO, L. M.; SAMPAIO, E. D. S. B.; RODAL, M. J. N. *et al.* Secondary succession in a fragmented Atlantic Forest landscape: evidence of structural and diversity convergence along a chronosequence. **Journal of Forest Research**, v. 19, p. 501-513, 2014.

NIKLAS, K. J. **Plant allometry: the scaling of form and process**. The University of Chicago Press. Chicago, 1994.

NIKLAS, K. J. Plant allometry: is there a grand unifying theory? **Biological Reviews**, v. 79, p. 871-889, 2004.

O'BRIEN, S. T.; HUBBELL, S. P.; SPIRO, P.; *et al.* Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. **Ecology**, v. 76, p. 1926-1939, 1995.

ODUM, E. P. The strategy of ecosystem development. **Science**, v. 164, p. 262-270, 1969.

OLIVEIRA, M. C. de; SILVA JÚNIOR, M. C. Evolução histórica das teorias de sucessão vegetal e seus processos. **Centro de Ensino Superior de Catalão**, v. 24, p. 104-118, 2011.

OLIVER, C. D.; LARSON, B. C. **Forest stand dynamics**. McGraw-Hill, New York, 467 p., 1990.

OSLAND, M. J.; DAY, R. H.; LARRIVIERE, J. C.; *et al.* Aboveground Allometric Models for Freeze-Affected Black Mangroves (*Avicennia germinans*): Equations for a Climate Sensitive Mangrove-Marsh Ecotone. **Plos One**, 9:e99604, 2014.

OSUNKOYA, O. O.; OMAR-ALI, K.; AMIT, N.; *et al.* (2007) Comparative height-crown allometry and mechanical design in 22 tree species of Kuala Belalong rainforest, Brunei, Borneo. **American Journal of Botany**, v. 94, p. 1951–1962, 2007.

PATERNIO, G.; SIQUEIRA, Filho J.; GANADE, G. Species-specific facilitation, ontogenetic shifts and consequences for plant community succession. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, p. 606-615, 2016.

PICKETT, S. T. A. Succession: an evolutionary interpretation. **American Naturalist**, v. 110, p. 107-119, 1976.

PICKETT, S. T. A.; COLLINS S. L.; ARMESTO, J. J. Mechanisms and pathways of succession. **Botanical Review**, v. 53, p. 335-371, 1987.

PESSOA, S. V. A.; ARAUJO, D. S. D. Tree community dynamics in a submontane forest in southeastern Brazil: growth, recruitment, mortality and changes in species composition over a seven-year period. **Acta Botanica Brasilica**, v. 28, p. 190-197, 2014.

POCHEVILLE, A. The ecological niche: history and recent controversies. In: HEAMS, T; HUNEMAN, P.; LECOINTRE, G., SILBERSTEIN, M. (Eds.). **Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences**. Dordrecht: Springer, 2015. p. 547-586.

POORTER, L.; NAGEL, O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 27, p. 595–607, 2000.

POORTER, L.; BONGERS, F.; STERCK, F. J. *et al.* Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. **Ecology**, v. 83, p. 602-608, 2003.

POORTER, L.; BONGERS, F.; STERCK, F.; *et al.* Beyond the regeneration phase: Differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. **Journal of Ecology**, v. 93, p. 256-267, 2005.

POORTER, H.; NIKLAS, K. J.; REICH, P. B.; *et al.* 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta- analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, v. 193, p. 30–50, 2012.

PRETZSCH, H. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. **Forest Ecology and Management**, v. 327, p. 251–264, 2014

QUERO, J. L.; GÓMEZ-APARICIO, L.; ZAMORA, R.; *et al.* Shifts in the regeneration niche of an endangered tree (*Acer opalus* ssp. *granatense*) during ontogeny: Using an ecological concept for application. **Basic and Applied Ecology**, v. 9, p. 635-644, 2008.

R Core Team. 2017. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

REES, M. C. R. Long-Term Studies of Vegetation Dynamics. **Science**, v. 293, p. 293-650, 2001.

REICH, P. B. Do tall trees scale physiological heights? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 15, p. 41–42, 2000.

SENDALL, K. M.; LUSK, C. H.; REICH, P.B. Trade-offs in juvenile growth potential vs. shade -tolerance among subtropical rain forest trees on soils of contrasting fertility. **Functional Ecology**, v. 30, p. 845-855, 2016.

SHUKLA RP, RAMAKRISHNAN PS (1986) Architecture and Growth Strategies of Tropical Trees in Relation to Successional Status. **British Ecological Society**, v. 74, p. 33-46, 1986.

SILVERTOWN, J. Plant coexistence and the niche. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 19, p. 605-611, 2004.

SLOAN, S.; GOOSEM, M.; LAURANCE, S. G. Tropical forest regeneration following land abandonment is driven by primary rainforest distribution in an old pastoral region. **Landscape Ecology**, v. 31, p. 601-618, 2015.

SOS Mata Atlântica. **Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica**. Período 2016-2017, Relatório Técnico. São Paulo, 2018.

SPVS – Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem. Revisão dos Planos de Manejo das Reservas Naturais Morro da Mina, Rio Cachoeira e Serra Itaquí – Paraná, 2012.

STERCK, F. J.; BONGERS, F. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. **American Journal of Botany**, v. 85, p. 266-272, 1998.

STUBBEN, C. J.; MILLIGAN, B. G. Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. **Journal of Statistical Software**, v. 22, p. 1–23, 2007.

SVENNING J, Fabbro T, Wright SJ (2008). Seedling interactions in a tropical forest in Panama. *Oecologia* 155:143–150.

SUTHERLAND, W.; FRECKLETON, R.; GODFRAY, H. *et al.* Identification of 100 fundamental ecological questions. **Journal of Ecology**, v. 101, p. 58-67, 2013.

SWANSON, M. E.; FRANKLIN, J. F.; BESCHTA R. L.; *et al.* The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 9, p. 117–125, 2011.

TANSLEY, A. G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. **Ecology**, v. 16, p. 284-307, 1935.

TILMAN, D. The resource ratio hypothesis of succession. **American Naturalist**, v. 125, p. 827- 852, 1985.

TILMAN, D. **Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities**. Princeton University Press, New Jersey, 1988.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, U. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 39, p. 237–257, 2008.

VALENCIA, D. H.; JUNCÀ, M. B.; LINDE, D. V. *et al.* Tropical forest recovery and socio-economic change in El Salvador: An opportunity for the introduction of new approaches to biodiversity protection. **Applied Geography**, v. 31, p. 259-268, 2011.

VÁZQUEZ-YANES C.; OROZCO-SEGOVIA A. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 24, p. 69–87, 1993.

VITOUSEK, P. M.; FAHEY, T.; JOHNSON, D. W.; *et al.* Element interactions in forest ecosystems: succession, allometry and input-output budgets. **Biogeochemistry**, v. 5, p. 7-34, 1988.

VOLTERRA, V. Variazione e fluttuazione del numero d'individui in specie animali conviventi. **Accademia Nazionale dei Lincei**, v. 2, p. 31-113, 1926.

WALKER, R. L.; WARDLE, D. A.; BARDGET, R. D; *et al.* The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development . **Journal of Ecology** v. 98, p. 725–736, 2010.

WALTERS M. B.; REICH P. B. Growth of *Acer saccharum* seedlings in deeply shaded understories of northern Wisconsin: effects of nitrogen and water availability. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 27, p. 237–247, 1997.

WARD, S. A.; THORTON, W. B. Chance and determinism in the development of isolated communities. **Global Ecology and Biogeography**, v. 9, p.7-18, 2000.

WARTON, D. I.; DUURSMA, R. A.; FALSTER, D. S.; *et al.* SMATR 3 – an R package for estimation and inference about allometric lines. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, p. 257-259, 2012.

- WARTON, D. I., DUURSMA, R. A., FALSTER, D. S. *et al.* (Standardised) **Major Axis Estimation and Testing Routines**. Package “smatr”. Version 3.4-8, 2018.
- WEINER, J., THOMAS S. C. Competition and allometry in three species of annual plants. **Ecology**, v. 73, p. 648-656, 1992.
- WEIHER, E., KEDDY P. A. Assembly Rules, Null Models, and Trait Dispersion: New Questions from Old Patterns. **Oikos**, v. 74, p. 159–164, 1995.
- WERNER, E. E.; GILLIAM, J. F. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 15, p. 393-425, 1984.
- WHITMORE, T. C. **An introduction to tropical rain forests**. Oxford, UK: Oxford University Press, 1998.
- WHITTAKER, R. H. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. **Ecological monographs**, v. 23, p. 41-78, 1953.
- WRIGHT, S. J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia**, v. 130, p. 1–14, 2002.
- WRIGHT, S. J.; MULLER-LANDAU, H. C.; CONDIT, R.; *et al.* Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. **Ecology**, v. 84, 3174e3185, 2003.
- WRIGHT S. J.; MULLER-LANDAU, H. C.; CALDERÓN, O.; *et al.* (2005) Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a Neotropical forest. **Ecology**, v. 86, p. 848–886, 2005.
- WRIGHT, S. J.; KITAJIMA, K.; KRAFT, N. J. B. *et al.* 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. **Ecology** 91:3664-3674.
- WÜRTZ, A.; ANILLA, A. Ecological succession as an energy dispersal process. **BioSystems**, v. 100, p. 70-78, 2010.
- YAMADA, T.; SUZUKI, E.; YAMAKURA, T.; *et al.* Tap-root depth of tropical seedlings in relation to species-specific edaphic preferences. *Journal of Tropical Ecology* 21(2):155-160, 2005.
- YOUNG T.; PETERSEN D.; CLARY J. J. The ecology of restoration: Historical links, emerging issues and unexplored realms. **Ecology Letters**, v. 8, p. 662-673, 2005.
- ZHU, Y.; QUEENBOROUGH, S. A.; CONDIT, R. *et al.* Density-dependent survival varies with species life-history strategy in a tropical forest. **Ecology Letters**, v. 21, p. 506-515, 2018.
- ZUUR, A. F.; IENO, E. N.; WALKER, N. J. **Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R**. Springer Science & Business Media, New York, 2009.